Münster 1935 No 0 Phil Dis

Botanik

Untersuchungen an Spaltöffnungen mit besonderer Berücksichtigung amphistomatischer Blätter.

Inauguraldissertation

zur Erlangung der Philosophischen Doktorwürde der Philosophischen und Naturwissenschaftlichen Fakultät der Westfälischen Wilhelms-Universität zu Münster

vorgelegt von

Ernst Brüggemann

aus Gelsenkirchen.

1935

Buchdruckerei Ferdinand Althoff, Münster i. Westf.

Dekan: Professor Dr. Richard Schmidt.

Referent: Professor Dr. Benecke.

Tag der mündlichen Prüfung: 19. Dezember 1930

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Untersuchungen an Spaltöffnungen, mit besonderer Berücksichtigung amphistomatischer Blätter.

Die Untersuchungen, über welche in der vorliegenden Arbeit berichtet werden soll, haben das Ziel, einige weitere Beiträge zu unseren Kenntnissen von der Verbreitung und der Bedeutung der Amphistomatie zu liefern. Obschon das Vorkommen von Blättern, die beiderseits Stomata führen, in dem botanischen Schrifttum schon seit sehr langer Zeit erwähnt und durch die mannigfachsten Beispiele belegt wird, (vgl. die Zusammenstellung älterer Beobachtungen bei de Bary, 1877, S. 52 oder bei Tschirch, 1889, S. 439) und obwohl auch über die physiologische Bedeutung dieser Erscheinung schon früher allerlei Vermutungen veröffentlicht worden sind, war es doch erst Leick (1927), welcher ebenso umfassende wie kritische Forschungen auf diesem Gebiete angestellt hat. Auf seinen Untersuchungen werden auch alle künftigen einschlägigen Arbeiten weiter bauen müssen.

Ich selbst will zunächst im Anschluß an Leick und andere Autoren die Ergebnisse einiger eigener Untersuchungen über die **Verbreitung** der Amphistomatie im Pflanzenreich mitteilen (I), hierauf (II) soll über einige **physiologische**, bezw. **ökologische** Ergebnisse berichtet werden, die zum größten Teil mittels der Kobaltmethode gewonnen worden sind, sich auch zu einem kleinen Teil auf porometrische Versuche gründen. Anhangsweise werden einige vorläufige Versuche mitgeteilt über die Frage, wie die Stärkebildung bei der Assimilation durch künstlichen Verschluß der oberseitigen, unterseitigen oder beiderseitigen Spaltöffnungen beeinflußt wird.

I. Verbreitung der Amphistomatie.

1. Schrifttum: Ich erinnere daran, daß Leick auf Grund vieler eigener und fremder Beobachtungen zu dem Schluß kommt, daß etwa die Hälfte der einheimischen Pflanzen amphistomatische Blätter besitzt; schon Weiß (1865/66 S. 171) hat gesagt, daß Pflanzen mit beiderseitigen Spaltöffnungen ebenso häufig seien, wie solche deren Blättern obere Spaltöffnungen fehlen. Leick findet aber weiter, daß ungefähr der vierte Teil der amphistomatischen Pflanzen durch Blätter, welche annähernd isoamphistomatisch sind, gekennzeichnet wird: häufig ist Hypoamphistomatie, selten Epiamphistomatie zu beobachten.

Blätter, die oberseits auf einem qmm weniger als drei Stomata führen, werden dabei als hypostomatisch gerechnet; sonst würde man, wenn Kareltschikoff (1866) recht hat, außerordentlich viele Blätter amphistomatisch nennen müssen.

Was die Zahl der Stomata betrifft, so finden wir bei Weiß die in physiologischer Hinsicht bedeutungsvolle Angabe, daß die höchsten Zahlen, — über 350 auf einem qmm, sich lediglich bei solchen Pflanzen, die nur einseitige Spaltöffnungen an ihren Blättern haben, finden; auch Leick (I, S. 840) schreibt: „die Anzahl der pro Flächeneinheit vorhandenen Spalten pflegt bei amphistomatischen Blättern in der Regel geringer zu sein als bei solchen, die nur auf einer Seite derartige Organe tragen". In der Tat kann man diese Regel auch aus den Zusammenstellungen anderer Forscher manchmal herauslesen. So finde ich bei Stocker (1933, S. 826) Spaltöffnungszahlen, welche besagen, daß bei bestimmten Sträuchern und Bäumen, die in der ungarischen Steppe angepflanzt sind, falls die Blätter hypostomatisch sind, sich in der Flächeneinheit 290 bis 440 Stomata auf den Blättern finden, bei hypoamphistomatischen aber nur 110 bis 200 auf der Unterseite. Aus den Angaben bei Nius (1931) vermag ich allerdings solche Beziehungen nicht herauszulesen.

Kehren wir zu Leicks Arbeiten zurück, so hören wir, daß es unschwer gelingt, Familien zu nennen, welche im Gegensatz zu anderen reich an amphistomatischen Vertretern sind, daß es aber verfehlt wäre, die Verteilung der Stomata als Familien- oder Gattungsmerkmal verwerten zu wollen. Wir finden bei Leick (I, S. 799) eine stattliche Zahl von Spezies derselben Gattung, welche teils amphistomatisch (iso-, epi- oder hypoamphistomatisch), teils hypostomatisch sind; sie könnten nach meinen Erfahrungen noch stark vermehrt werden.[1]) Ueber die Tatsache, daß auch Sippen einer und derselben Spezies sich in dieser Hinsicht unterscheiden können vergl. u. a. Münscher 1915.

---

[1]) Nach Angaben in der Literatur haben manche Vertreter der Gattung **Impatiens** hypostomatische Blätter, während **Impatiens parviflora** einer der bekanntesten Vertreter hypoamphistomatischer Gewächse ist. Nach Warncke (1912) sind die Blätter von **Petasites officinalis** und **niveus** amphistomatisch, die von **P. albus** hypostomatisch. Entsprechendes gilt für die Gattung **Lysimachia.** — **Tropaeolum majus** ist bekanntlich hypoamphistomatisch, **Tr. canariense** hypostomatisch. Da diese beiden Species durch schwer benetzbare Blattoberfläche gekennzeichnet sind, sehen wir, daß die von Leick angeführte (I, S. 840) Regel, welche auf Sachs und F. Darwin zurückgeht, daß Blätter mit oberseitigen Spalten meistens schwer benetzbar sind, nicht derart gefaßt werden darf, daß man sagt: schwer benetzbare Blätter führen auch oberseits Spalten.

An Versuchen, Beziehungen zu finden zwischen dem Standorte der Pflanzen und der Verteilung der Spaltöffnungen auf den beiden Blattseiten fehlt es nicht. So finden wir bei Pisek und Cartellieri (1932, I) interessante Angaben über die Verteilung der Spalten auf Ober- und Unterseite der Blätter von Sonnen- und Schattenpflanzen (S. 657, Tab. 4). Aus Tab. 5, S. 658 ersehen wir u. a., daß ausgesprochene Sonnenformen von **Imp. noli tangere** amphistomatisch, Schattenformen aber hypostomatisch sind, während bei **Pulmonaria officinalis** sowohl die Schatten- als auch die Sonnenpflanzen Hypostomatie zeigen. Zu irgendwelchen allgemeineren ökologischen Schlüssen reicht aber offenbar das bis jetzt bekannte Material noch nicht aus.

Die Gräser sind eine Familie, die zu weiteren ökologischen Studien auf unserem Gebiete auffordern. Einige ältere Angaben über die Verteilung der Spalten auf Grasblättern macht Tschirch, (1882, I und II.). Stier (1904) findet bei seinen Untersuchungen über Würzburger Muschelkalkpflanzen, daß mesophytische Wiesengräser beiderseits Stomata führen, xerophytische aber nur oberseits; einzelne Ausnahmen durchbrechen diese Regel.

Ich erinnere in diesem Zusammenhang an die Gattung **Agriopyrum:** der Binsenweizen ist epistomatisch, die Quecke amphistomatisch; man müßte sich Gewalt antun, wenn man das nicht mit dem verschiedenartigen Standorte dieser beiden Species in Zusammenhang bringen wollte. Im übrigen vergleiche man über die Lage der Stomata und ihre voraussichtliche ökologische Bedeutung bei anderen Strand- und Dünengräsern, die bei Benecke (1930) und bei Vrede (1929) angeführte Literatur. Jedenfalls wird man bei der weiteren Analyse dieser Dinge Leick darin beistimmen, daß es verfehlt wäre, lediglich die Lokalisierung der Spalten auf den Blättern mit dem Wasserhaushalte der Pflanzen in Beziehung setzen zu wollen. Nicht nur die Verteilung der Spalten, sondern die ganzen Baueigentümlichkeiten eines Blattes bedingen seinen Gasaustausch und man kann sich leicht vorstellen, daß irgend ein ökologischer Vorteil, der bei einer Art durch Amphistomatie erzielt wird, bei einer anderen durch einen anderen Bauplan erreicht wird.

Daß sich auch genetische Fragen auf unserem Gebiete aufrollen lassen, zeigen wiederum die Gräser: **Psamma arenaria** ist epistomatisch, **Calamagrostis epigeios** amphistomatisch, wie ich in Bestätigung von Warncke finde; der Bastard **Psamma baltica** epistomatisch. In diesem Zusammenhange wären wohl auch die Weiden zu nennen: **Salix babylonica** ist amphistomatisch, **Salix fragilis** hypostomatisch, die als ihr Bastard geltende **Salix elegantissima** amphistomatisch.

Von wichtigen Arbeiten, welche Angaben über die Lokalisierung der Spalten auf der Oberseite und Unterseite von Blättern bringen, aber erst später als die Untersuchungen Leick's erschienen sind, sei abgesehen von der schon genannten Arbeit von Pisek und Cartellieri sowie von Stocker besonders die Arbeit von Nius genannt, in welcher sich eine ganze Anzahl von sehr zuverlässigen Angaben über die Zahl der Spalten auf Ober- und Unterseite der Blätter verschiedener Pflanzen tabellarisch verzeichnet finden. Auch sei auf die Zusammenstellung bei Seybold, 1929, S. 117, 125, 135 und 141 und auf die von Kisser gegebenen Listen (1929, S. 242, 247) aufmerksam gemacht. Bei Firbas (1931) finden wir genaue Zahlen über die Spalten an den Blättern von Hochmoorpflanzen, welche das Mittel der Spalten auf der Ober- und Unterseite angeben.

2. Eigene Untersuchungen: Um noch eine Ergänzung zu den Angaben Leick's bringen zu können, habe ich selbst eine größere Anzahl von Pflanzen und zwar rund 1000 ziemlich wahllos herausgegriffene Species auf Amphistomatie untersucht, nicht nur einheimische, die ich auf Exkursionen in Westfalen sammelte, sondern auch ausländische, die mir im Freiland und den Gewächshäusern des hiesigen Botanischen Gartens zur Verfügung standen. Ein großer Teil entstammte auch dem Institutsherbarium. Anders als Leick, der in seiner Liste (I, S. 796 ff.) Familien und Genera aufgenommen hat, die Species nur in denjenigen Fällen, in denen es sich um isoamphistomatische Blätter handelt, habe ich immer die Species nahmhaft gemacht, was mir wichtig scheint, da sich ja nahe verwandte Species in der Lokalisierung der Spalten unterscheiden können (s. oben). Es folgt nun die Liste von Pflanzen, die ich als amphistomatisch befunden habe:

A. Gymnospermen.

Pinaceen: Araucaria brasiliensis, Pinus nigra, Pinus nigricans, Pinus uncinata, Pinus silvestris, Pinus Strobus.

B. Angiospermen (Monokotyledonen).

Alismaceen: Alisma natans, Damasonium stellatum, Echinodorus ranunculoides, Sagittaria sagittaefolia.

Amaryllidaceen: Agave americana, Amaryllis Josephinae, Amaryllis odoratissima, Beschorneria Tonelii, Beschorneria tubiflora, Clivia nobilis, Crinum amabile, Crinum capense, Crinum longiflorum, Curculigo recurvata, Galanthus nivalis, Hypoxis erecta.

Araceen: Acorus gramineus, Arum italicum, Caladium bicolor, Calla palustris.

Cannaceen: Canna indica.

Commelinaceen: Callisia speciosa, Commelina coelestis, Cyanotis somalensis, Palisota Barteri.

Dioscoreaceen: Testudinaria Elephantipes.

Gramineen: Aera caespitosa, Agrostis vulgaris, Alopecurus agrestis, Anthoxantum odoratum, Arrhenatherum avenaceum, Arundo donax, Avena sativa, Avena sterilis, Bambusa arundinacea, Beckmannia erucaeformis Briza maxima, Bromus giganteus, Bromus mollis, Chloris radiata, Coix Lacryma Jobi, Dactylis glomerata, Dinebra arabica, Elymus excelsus, Festuca arundinacea, Glyceria fluitans, Glyceria spectabilis, Holcus lanatus, Holcus mollis, Hordeum vulgare, Lagurus ovatus Leptochloa tenerrima, Lolium multiflorum, Melica foliosa, Molinia coerulea, Milium effusum, Miscanthus japonicus, Oryza sativa, Panicum variegatum, Pennisetum latifolium, Phalaris canariensis, Phalaris minor, Phleum pratense, Poa alpina, Poa bulbosa, Poa nemoralis, Poa pratensis, Saccharum officinarum, Secale cereale, Setaria glauca, Setaria verticillata, Triticum polonicum, Triticum repens, Triticum sativum, Zea Mais.

Liliaceen: Agapanthus umbellatus, Allium Libani, Aloe nobilis, Anthericum liliago, Asparagus falcatus, Asphodelus luteus, Aspidistra elatior, Astelia Banksii, Bulbocodium ruthenicum, Chlorophytum amaniense, Colchicum autumnale, Convallaria maialis, Cordyline terminalis, Dracaena fragrans, Dracaena phrynioides, Dasylirion acrostichum, Eucomis regia, Gagea lutea, Hemerocallis fulva, Ophiopo-

gon Jaburan, Ornithogalum longebracteatum, Ruscus aculeatus, Sansevieria Roxburghiana, Sansevieria thyrsiflora, Yucca Ehrenbergii.

Marantaceen: Stenante setosa, Thalia dealbata.

Orchidaceen: Calanthe renata, Gymnadenia conopea, Orchis latifolia, Orchis maculata, Spiranthes nivalis.

Typhaceen: Typha minima.

C. Angiospermen (Dikotyledonen).

Acanthaceen: Acanthus mollis, Justicia echioides.

Amarantaceen: Abersia peploides, Achyranthes porrigens, Amarantus caudatus, Amarantus silvestris, Celosia virgata, Gomphrena globosa, Sabalea prostrata, Scleropus amarantoides.

Apocynaceen: Amsonia salicifolia, Apocynum venetum, Plumeria alba.

Aristolochiaceen: Asarum europaeum.

Asclepiadaceen: Asclepias cornuti, Asclepias incarnata, Asclepias linifolia, Ceropegia woodii, Cynanchum vincetoxicum, Stapelia variegata.

Balsaminaceen: Impatiens latifolia, Impatiens Balsamina.

Borraginaceen: Anchusa italica, Anchusa officinalis, Borrago officinalis, Cerinthe alpina, Cynoglossum pictum, Echinospermum lappula, Heliotropium europaeum, Lithospermum lineatum, Lycopsis arvensis, Megacaryon orientale, Myosotis alba, Myosotis palustris, Myosotis stricta, Nonnea lutea, Pulmonaria angustifolia, Pulmonaria mollis.

Bruniaceen: Brunia arachnoidea, Brunia imbricata.

Cactaceen: Cactus elegans, Opuntia brasiliensis, Peireskia bleo, Rhipsalis crispata.

Campanulaceen: Campanula isophylla alba, Lobelia erinus, Wahlenbergia sp.

Caryophyllaceen: Agrostemma githago, Arenaria montana, Cerastium arvense, Cerastium inflatum, Dianthus barbatus, Dianthus caryophyllus, Drymaria cordata, Gypsophila perfoliata, Gypsophila repens, Halianthus peploides, Heliospermum alpestre, Herniaria hirsuta, Lychnis flos cuculi, Paronychia dichotoma, Polycarpon tetraphyllum, Saponaria grandiflora, Silene inflata, Silene nutans, Spergula subulata, Telephium Imperati, Stellaria holostea, Stellaria nemorum.

Chenopodiaceen: Atriplex hortensis, Atriplex nitens, Axyris amarantoides, Beta vulgaris, Boussingaultia baselloides, Chenopodium ambrosioides, Chenopodium radiatum, Chenopodium urbicum, Corispermum latifolium, Halimus pedunculatus, Kochia scoparia.

Cistaceen: Helianthemum fumana, Helianthemum scabrum.

Compositen: Achillea filipendula, Achillea millefolium, Ageratum conyzoides, Arnica montana, Artemisia absinthium, Aster alpinus, Aster tripolium, Bellis perennis, Bidens grandiflora, Bidens pilosa, Calendula officinalis, Carduus benedictus, Carlina acaulis, Centaurea iacea, Chrysanthemum frutescens, Chrysanthemum leucanthemum, Chrysanthemun variabile, Cirsium arvense, Cirsium heterophyllum, Cirsium palustre, Coreopsis grandiflora, Crepis tectorum, Gnaphalium uliginosum, Helianthus annuus, Hieracium pilosella, Inula helenium, Lampsana communis, Leontodon autumnalis, Linosyris vulgaris, Madia sativa, Onopordon elongatum, Senecio iacobaea, Senecio vulgaris, Silphium perfoliatum, Silybum marianum, Stenactis annua, Tragopogon pratensis, Tanacetum vulgare, Taraxacum autumnale, Taraxacum officinale, Tussilago farfara, Vittadinia tricolor, Xanthium canadense.

Convolvulaceen: Convolvulus arvensis, Dichondra sericea, Ipomoea Leari, Pharbitis Nil, Pharbitis purpurea.

Crassulaceen: Bryophyllum calycinum, Cotyledo amoena, Crassula arborescens, Sedum arboreum, Sedum Corsicum, Sedum latifolium, Sedum stoloniferum, Sempervivum africanum, Sempervivum barbulatum, Sempervivum hispidum.

Cruciferen: Alyssum incanum, Arabis alpina, Barbaraea vulgaris, Brassica alba, Bunias orientalis, Capsella bursa pastoris, Euclidium syriacum, Hesperis matronalis, Iberis sempervirens, Isatis tinctoria, Lepidium ruderale, Malcolmia africana, Matthiola tricuspidata, Nasturtium palustre, Sinapis alba, Sisymbrium officinale, Vesicaria utriculata.

Cucurbitaceen: Cucumis colocynthis, Cucumis sativus, Cucurbita verrucosa, Luffa aegyptica, Momordica charantia, Momordica elaterium.

Dipsacaceen: Cephalaria alpina, Dipsacus silvestris, Scabies australis, Scabiosa alpina, Scabiosa graminifolia, Succisa pratensis, Knautia silvatica.

Euphorbiaceen: Euphorbia lathyris, Euphorbia myrsinites, Mercurialis annua, Phyllanthus epiphyllanthus, Ricinus communis.

Fumariaceen: Corydalis lutea, Fumaria officinalis.

Gentianaceen: Chironia frutescens, Chlora perfoliata, Erythraea centaurium, Gentiana excisa, Gentiana lutea, Menyanthes trifoliata, Sabbatia australis, Sweertia perennis, Villarsia ovata.

Geraniaceen: Erodium gruinum, Pelargonium crispum, Pelargonium glaucum, Pelargonium peltatum, Pelargonium viscosissimum.

Hypericaceen: Hypericum perforatum, Hypericum quadrangulum.

Labiaten: Aiuga reptans, Ballota nigra, Brunella pensylvanica, Coleus hybridus, Dracocephalum thymiflorum, Galeopsis angustifolia, Hormium pyrenaicum, Hyssopus officinalis, Lamium album, Lamium maculatum, Lantana annua, Lantana involucrata, Lavandula vera, Lippia nodiflora, Marrubium peregrinum, Mentha piperita, Mentha rotundifolia, Mentha silvestris, Origanum vulgare, Phlomis samia, Salvia officinalis, Salvia pratensis, Satureia montana, Scutellaria alpina, Scutellaria Sieversii, Stachys lanata, Stachytarpheta prismatica, Teucrium scorodonia, Thymus vulgaris, Verbena officinalis, Verbena paniculata.

Leguminosen: Acacia dealbata, Acacia longifolia, Acacia melanoxylon, Anagyris foetida, Anthyllis vulneraria, Astragalus hamosus, Caragana atragena, Colutea arborescens, Coronilla glauca, Cicer arietinum, Crotalaria incana, Cytisus biflorus, Desmodium gyrans, Galega officinalis, Genista sagittalis, Hedysarum multijugum, Indigofera Anil, Lathyrus odoratus, Lathyrus pratensis, Lotus corniculatus, Lupinus luteus, Medicago turbinata, Melilotus officinalis, Mimosa pudica, Onobrychis viciaefolia, Ononis altissima, Ononis spinosa, Phaseolus vulgaris, Pisum arvense, Pisum sativum, Psotalea sempervirens, Sophora alopecuroides, Tamarindus indica, Trifolium pannonicum, Trifolium pratense, Vicia Cracca, Vicia faba.

Linaceen: Linum catharticum, Linum flavum, Linum usitatissimum.

Malvaceen: Althaea officinalis, Althaea pallida, Anoda hastata, Gossypium herbaceum, Kitaibelia vitifolia, Lavatera thuringiaca, Malachra triloba, Malope trifida,

Malva americana, Malva neglecta, Malva silvestris, Malvastrum coromandelianum, Sida tristis, Urena lobata.

Myrtaceen: Eucalyptus globulus, Eucalyptus viminalis, Metrosideros tomentosa.

Papaveraceen: Eschholtzia californica, Glaucium corniculatum, Papaver rhoeas.

Plantaginaceen: Plantago lanceolota, Plantago maior, Plantago Psyllium.

Plumbaginaceen: Armeria alpina, Armeria vulgaris, Plumbago capensis, Statice incana, Statice latifolia.

Polygonaceen: Athraphaxis spinosa, Coccoloba sagittifolia, Coccoloba Platyclada, Emex spinosa, Fagopyrum esculentum, Oxyria digyna, Polygonum aviculare, Polygonum dumetorum, Rheum officinale, Rheum tataricum, Rumex alpinus, Rumex acetosella.

Portulacaceen: Calandrinia glauca, Claytonia perfoliata, Portulaca mucronata, Sesuvium revolutum, Talinum calycinum, Talinum purpureum.

Primulaceen: Anagallis carnea, Androsace maxima, Lysimachia nummularia, Primula auricula, Primula officinalis, Samolus valerandi, Trientalis europaea.

Proteaceen: Hakea pendula, Hakea suaveolens, Leucadendron salignum, Leucospermum conocarpum, Mimites hirta, Protea denticulata, Protea incompta.

Ranunculaceen: Anemone pulsatilla, Anemonopsis californica, Caltha palustris, Eranthis hiemalis, Ranunculus acer, Ranunculus bulbosus.

Rhamnaceen: Colletia cruciata, Rhamnus frangula, Rhamnus pumila.

Rosaceen: Alchemilla vulgaris, Geum macrophyllum, Geum rivale, Potentilla recta, Poterium sanguisorba, Sibbaldia procumbens, Sieversia montana.

Rubiaceen: Asperula longiflora, Borreria tenella, Galium diffusum, Galium mollugo.

Rutaceen: Ruta divaricata, Peganum Harmala.

Salicaceen: Populus pyramidalis, Populus tremula, Salix babylonica.

Saxifragaceen: Bergenia lingulata, Heuchera sanguinea, Saxifraga Aizoon, Saxifraga ligulata, Saxifraga nivalis.

Scrophulariaceen: Antirrhinum maius, Chelone Torreyi, Digitalis purpurea, Gratiola officinalis, Linaria bicolor, Linaria divaricata, Manulea tomentosa, Maurandia antirrhiniflora, Mimulus cardinalis, Mimulus luteus, Pent-

stemon spectabilis, Pentstemon barbatus, Scrophularia dentata, Scrophularia nodosa, Verbascum thapsiforme, Verbascum nigrum, Veronica saxatilis, Veronica spuria, Veronica longifolia.

Solanaceen: Atropa belladonna, Capsicum annuum, Cestrum Parqui, Datura arborea, Datura stramonium, Hyoscyamus niger, Nicotiana glauca, Nicotiana angustifolia, Petunia nyctaginiflora, Physalis alkekengi, Solanum dulcamara, Solanum pyracanthum, Solanum Wendlandii.

Tropaeolaceen: Tropaeolum maius.

Umbelliferen: Apium graveolens, Bupleurum croceum, Carum petroselinum, Chaerophyllum temulum, Conium croaticum, Coriandrum Biebersteinii, Daucus australis, Eryngium alpinum, Eryngium Bourgati, Eryngium maritimum, Eryngium planum, Heracleum longifolium, Hydrocotyle Bonariensis, Laserpitium Nestleri, Levisticum officinale, Myrrhis odorata, Oenanthe fistulosa, Petroselinum sativum, Pimpinella rugosa, Sium latifolium.

Valerianaceen: Valeriana officinalis, Valeriana montana.

Violaceen: Viola neglecta, Viola tricolor.

Die obige Liste führt 530 Species als amphistomatisch auf, während ich 1000 Species untersucht habe. Ich komme also zu ganz ähnlichen Ergebnissen wie Weiß und Leick auf Grund ihrer Untersuchungen. Wenn ich hier gleichwohl meine Liste ausführlich wiedergegeben habe, so hoffe ich damit die Auswahl des Materials für künftige Untersuchungen auf diesem Gebiet erleichtert zu haben.

Werfen wir noch einen Blick auf diejenigen Angiospermen-Familien, in welchen nach meinen Erfahrungen Amphistomatie häufig ist! Ich bringe hier eine Liste dieser Familien, welche der von Leick gegebenen ähnelt, ohne ihr ganz zu gleichen. Die Familien, in welchen, wie mir scheint, Amphistomatie ganz besonders häufig ist, habe ich durch ein kleines Sternchen hervorgehoben. Spätere Untersuchungen dürften diese Liste noch etwas abändern.

Monokotylen.

***Amaryllidaceae, *Gramineae, *Liliaceae.**

Dikotylen.

***Amarantaceae, *Borraginaceae, *Caryophyllaceae, *Chenopodiaceae, *Compositae, Crassulaceae, *Cruciferae, Dipsacaceae, Euphorbiaceae, Gentianaceae, *Labiatae, *Leguminosae, Linaceae, Malvaceae, Polygonaceae, Portulacaceae, Primulaceae, Proteaceae, *Scrophulariaceae, *Solanaceae, *Umbelliferae.**

Ich schließe diesen Abschnitt mit dem Hinweise, daß auch ich, ebenso wie Leick und andere Forscher oft einen Mangel an Uebereinstimmung zwischen den Angaben verschiedener Forscher und auch zwischen eigenen Beobachtungen und Angaben, die sich in der Literatur über Amphistomatie finden, zu verzeichnen habe. U. a. ist es schwer verständlich, daß Pisek und Cartellieri **Asarum europaeum** als hypostomatisch angeben, während doch Dietrich (1925, S. 183 ff.) eben an diese Pflanze beachtenswerte Aeußerungen über verschiedenartige Reaktionen der oberen und der unteren Spalten knüpft; auch ich finde **Asarum** amphistomatisch. Ob solche miteinander unvereinbare Angaben wirklich darauf zurückgeführt werden können, daß die Zahl der Spalten vom Alter der Blätter abhängt, ist mir in diesem Falle sehr fraglich (s. Weiß, dazu Leick, I, S. 792, der ähnliche Zweifel äußert). Auffallend sind auch die verschiedenen Angaben über die Blätter der Syringe. Schon Weiß, dann Stalfelt (1916, S. 38) gibt an, sie habe oberseits keine Spalten, Wetzel (1924) sagt ähnliches; ich selbst hatte Blätter von dieser Pflanze in Händen, die oberseits nur ganz vereinzelte Spalten hatten, so daß schwerlich an eine Funktion derselben gedacht werden kann. Gleichwohl hat Schorn (1929, S. 815) für **Syringa** zuverlässige Angaben über verschiedene Reaktionsweise der beiderseitigen Spalten gemacht. [2]) In wieweit hier das Alter der Blätter, ihre Insertionshöhe, die verschiedenen von der Jahreszeit und dem Klima abhängigen Bedingungen während ihrer Anlage und ihrer Entwicklung, in wieweit andererseits Sippeneigentümlichkeiten mitspielen, muß jeweils untersucht werden. Solche Spannungen zwischen den Angaben verschiedener Autoren würden sich sicher noch sehr vergrößern, wenn es sich nicht allein um die Frage dreht, ob Amphistomatie oder Hypostomatie schlechthin vorliegt, sondern wenn genauere Zahlenangaben gemacht werden (s. u. a. die Zahlen bei Kisser und bei Nius). In manchen Fällen mögen auch irrtümliche Angaben vorliegen, z. B. bei Münscher, wo gesagt wird, das **Tropaeolum majus** (Gewächshauspflanzen) hypostomatisch sei. Daß nur bei sehr genauer Untersuchung das gänzliche Fehlen von Spaltöffnungen auf der Blattoberseite sichergestellt werden kann, ist seit Kareltschikoff bekannt und neuerdings u. a. von Kamp (1930, S. 40) mit Recht hervorgehoben worden.

[2]) Ein weiteres Beispiel: Ich finde, daß **Plantago media** isoamphistomatische Blätter hat, während sie nach Weiß hypostomatisch sein sollen. Auch **Pl. major** und **lanceolata** ist nach meinen Befunden annähernd isoamphistomatisch.

II. Zur Physiologie der Spaltöffnungen amphistomatischer Blätter.

Bevor auf einige eigene Versuche eingegangen werden soll, sei ein Ueberblick über die physiologischen Probleme gegeben, welche bei der Untersuchung der Amphistomatie aufgetaucht sind.

Niemand zweifelt daran, daß da, wo oberseitige Spalten vorkommen, ihnen rücksichtlich der Durchlüftung der Blätter eine „Zusatzwirkung" (L e i c k) zuzuschreiben ist, was um so mehr einleuchtet als häufig bei Amphistomatie auf die Flächeneinheit weniger Spalten entfallen als bei hypostomatischen Blättern. (s. S. 6). Eine Frage nun, die in diesem Zusammenhang zuerst von F. D a r w i n gestellt worden ist, lautet: Falls an einem und demselben Blatte die Apertur der beiderseitigen Spalten zur gleichen Zeit eine verschiedene ist, hängt das damit zusammen, daß die Spalten auf den beiden Blattseiten verschiedenen Außenbedingungen (Licht, Temperatur, Feuchtigkeit) unterworfen sind oder liegt vielleicht außerdem eine spezifisch verschiedene Reaktionsweise der beiderseitigen Spalten auf die gleichen Außenbedingungen vor? [3]) Eine solche verschiedenartige Reaktionsweise könnte auf einem verschiedenen „Einbau" der beiderseitigen Spalten in die Epidermis beruhen (s. V o ß , (1917) oder aber in einer verschiedenen Reaktionsweise des Protoplasmas der Spaltöffnungsapparate.

1897 vertrat D a r w i n die Meinung, daß die oberseitigen Spalten ganz allgemein eine größere Empfindlichkeit als die unteren desselben Blattes hätten; 1898, I, sagt er, daß die oberen Spalten amphistomatischer Blätter infolge stärkerer Beleuchtung viel weiter offen sein können, als die unteren, sich aber bei Umdrehung der Blätter schnell den veränderten Bedingungen anpassen (Phyllodien von **Acacia,** Blätter von **Iris** oder **Narcissus).** 1898, II, spricht er sich dahin aus, daß häufig unter bestimmten Bedingungen die oberen Stomata geschlossen oder verengt seien, wenn die oberen noch offen sind; dies bei dikotylen Blättern, bei welchen das umgekehrte nicht vorkommen soll. Einer ähnlichen Fragestellung begegnen wir dann bei R u h l a n d 1915: Die oberen Stomata bei Statice haben ganz allgemein die Tendenz sich zu schließen, auch wenn die unteren noch offen sind. Da diese erst bei einer relativen Feuchtigkeit

[3]) Dabei ist zu beachten, daß nach L i n s b a u e r (1917 u. 1918) auch die Spaltöffnungen auf einer und derselben Blattseite verschieden reagieren können. Die Stomata in der Nähe der Nerven neigen mehr zum Schluß, als die über der Mitte der Mesophyllinseln liegenden **(Impatiens).** Die in der Nähe der Blattbasis können auf Trockenheit anders reagieren als die spitzenwärts befindlichen.

von etwa 60% Schließtendenz zeigen, die oberen aber erst dann zur Oeffnung neigen, wenn die relative Luftfeuchtigkeit ungefähr 85% beträgt und da bei einer Umdrehung des Blattes dieses Verhalten sich umgekehrt, führt er die Unterschiedlichkeit der beiderseitigen Stomatareaktionen auf den verschiedenen Feuchtigkeitsgehalt an beiden Blattseiten, nicht aber auf innere Ursachen zurück. Außerdem aber stellt er auch eine spezifisch verschiedene Reaktionsweise fest, insofern als die oberen Spalten sich bei Benetzung mit Wasser schließen, die unteren nicht. Wir finden ferner die Angabe, daß die unteren Spalten sich bei Verdunkelung erst nach längerer Zeit schließen, sich aber bei Wiederbelichtung bereits nach 20 Min. öffnen.

Loftfield (1921) ist der Ansicht, daß auch dann, wenn auf beiden Seiten des Blattes die gleichen Außenbedingungen herrschen, doch die Reaktion der Spalten wegen ihres verschiedenen Baues, etwa wegen verschiedenartigen Anschlusses der Schließzellen an die Epidermiszellen, verschieden sein kann. Wenn aber in anderen Fällen der Bau beiderseits ziemlich gleich ist und doch die beiderseitigen Spalten verschieden reagieren, sei das damit erklärlich, daß auf beiden Seiten des Blattes Beleuchtung und Feuchtigkeit verschieden seien.

Bei Dietrich (1925, S. 183) finden wir einschlägige Erörterungen; der Anteil der unteren Spalten der Blätter von **Asarum** an der Regulierung des Gasaustausches ist sehr gering, da sie den ganzen Tag über ziemlich gleich weit geöffnet sind, während die oberen auf Beleuchtungswechsel stark reagieren; sind diese bei heller Beleuchtung weit offen, so zeigen sie sich im tiefen Schatten, der z. B. durch übergelagerte andere Blätter bedingt sein kann, fast geschlossen. Es wird erörtert, in wieweit verschiedenartige Bedingungen an Ober- und Unterseite die verschiedene Reaktionsweise bedingen, inwieweit vielleicht auch ein spezifischer Unterschied in der Reizempfindlichkeit der beiderseitigen Spalten besteht. Dietrich hält es für möglich, daß die unteren Spalten im wesentlichen der Versorgung mit Kohlensäure dienen, daß aber durch die oberen der Wasserdampfaustausch geregelt wird.

Eine weitere Förderung dieser Fragen bringt Leick; für viele, keineswegs für alle amphistomatischen Pflanzen — es handelt sich in erster Linie um isoamphistomatische — stellt er ein verschiedenes „lichtphysiologisches Verhalten' der beiderseitigen Stomata fest, insofern als die oberen sich später öffnen und sich früher am Tage schließen als die unteren am gleichen Blatte. Die „Zusatzwirkung" der oberen kommt also, man möchte sagen eigenartigerweise, nur bei guter Beleuchtung zur Geltung. Bei künstlicher Verdunkelung tritt der Spalten-

schluß oben viel schneller ein, als unten. Hier kann z. B. noch nach 7-tägiger Verdunkelung die Kobaltprobe positiv ausfallen. Umgekehrt reagieren bei Wiederbelichtung die unteren Spalten schneller als die oberen mit Oeffnung. Wegen vieler weiterer Einzelheiten, die zumal **Isatis** und **Galanthus** betreffen, sei auf Leick (II) verwiesen.

Auch bei Schorn (1929) finden wir einige hierher gehörige Tatsachen. Sie findet, daß die oberen Spalten der Syringe gegen äußere Einflüsse z. B. Trockenheit, empfindlicher sind als die unteren, sich z. B. in Trockenperioden ganz schließen. Ferner findet sie gleichfalls, daß im Laufe des Tages die oberen Spalten sich früher schließen als die unteren. Auf die beachtenswerten Angaben über Starrezustände der Spalten sei hier nur hingewiesen.

Endlich sei Nius (1931) genannt, der zwar andere Fragestellungen verfolgt (Auswertung porometrischer Ergebnisse), bei der Gelegenheit aber auch auf das verschiedene lichtphysiologische Verhalten der beiderseitigen Spalten desselben Blattes hinweist. Wenn z. B. bei einer bestimmten Senkung der Beleuchtung die oberen Spalten ihre Apertur bis auf etwa 33% des Anfangswertes vermindern, so sinkt in derselben Zeit bei den unteren die Apertur nur auf etwa 58%. [4])

Da Arbeiten über Amphistomatie nicht reichlich sind, ist es begreiflich, daß in vielen Untersuchungen, in denen Angaben über das Verhalten von Spaltöffnungen zu finden sind, oft gar nicht oder nur ganz nebenher gesagt wird, ob es sich um die oberseitigen oder unterseitigen Spalten der Blätter handelt. So finde ich in der Arbeit von Kerl (1929), die außerordentlich viele und exakte Angaben über den mittels Infiltration geprüften Zustand der Spalten enthält, nicht angegeben, ob es sich um untere oder obere Spalten handelt. Bei Heilig (1931, S. 225) finden wir wohl die Angabe, daß es die unteren Spalten sind, welche mittels der Kobalt- oder Infiltrationsmethode untersucht worden sind; ob aber die beiderseitigen Spalten sich verschieden verhalten, ist offenbar nicht geprüft worden.

Bei Vassiljev (1931), dessen Arbeit zahlreiche Angaben über das Verhalten der Spaltöffnungen von Wüstenpflanzen enthält, finde ich an einer Stelle (S. 247) angegeben, daß die beiderseitigen Spalten aller Blätter bei **Smirnovia** vormittags keinen Unterschied in ihrer Oeffnungsweite zeigten.

---

[4]) Die Arbeit von Pawlenka, in welcher sich Daten über verschiedenartige Reaktion der beiderseitigen Spalten bei Einwirkung von Gasen finden, habe ich erst kurz vor der Drucklegung meiner Arbeit erhalten.

Genaue Studien über die Oeffnungsweite der Stomata in verschiedenen Spectralbezirken verdanken wir Paetz (1930); er untersuchte neben der hypostomatischen **Tradescantia** auch den amphistomatischen **Mais.** Es wäre vielleicht nicht ohne Bedeutung zu wissen, ob dessen obere und untere Spalten sich in ihren Reaktionen gegenüber gefärbtem Licht verschieden verhalten oder nicht, da sie sich ja in der Natur nicht nur in einem quantitativ abgestuften sondern auch in einem qualitativ verschiedenem Lichte befinden.

Nach diesem Rückblick auf die Literatur gehe ich nun zur Besprechung einiger eigener Versuche über.

1. Versuche mit Hilfe der Kobaltmethode.

a) Zur Methodik:

Der kleine Apparat, dessen ich mich mit Vorteil bediene, um die beiderseitigen Rötungszeiten festzustellen, wird hergestellt, indem ein Streifen von Karton, etwa von derselben Dicke wie bei einer Postkarte, 15 cm lang und 2,75 cm breit, verfertigt und dann in der Mitte quer geritzt wird, so daß beide Hälften aufeinander geklappt werden können. In die Mitte jeder Hälfte werden 2 quadratische Fensterchen von 2 cm Seitenlänge geschnitten und außen durch dünnes Glas, das mittel Syndetikon darauf geklebt wird, geschlossen. Innen auf das Glas wird ein kleines Stück quadratisches Kobaltpapier von 2 cm Seitenlänge an seinen 4 Ecken ebenfalls mit Syndetikon festgeklebt. Das Kobaltpapier ist getränkt mit einer 5% Lösung von Kobaltchlorür. Es werden immer einige Dutzend solcher Apparate bereit gehalten; sie werden bei 80° getrocknet und dann in einem kleinen Chlorcalciumexsikkator bis unmittelbar vor dem Versuch aufbewahrt. Beim Versuch wird dann das Blatt zwischen die beiden Hälften dieser Vorrichtung geschoben und diese bei kürzeren Versuchen mit den Fingern festgehalten, bis die Verfärbung eingetreten ist oder auch bei längeren Versuchen mittels einer leichten Büroklammer am Blatt befestigt.

Arbeitet man nur einigermaßen schnell, so ist es auch bei sehr feuchter Luft nicht zu befürchten, daß das Kobaltpapier sich wesentlich verfärbt, ehe es auf das Blatt gelangt. Um mich über diese Fehlerquelle zu unterrichten, machte ich einige Versuche, wie lange es unter verschiedenen Bedingungen dauert, bis das der Luft exponierte Kobaltpapier rot verfärbt ist. Darüber gibt folgende kleine Tabelle Auskunft, in welcher drei Versuche wiedergegeben sind:

Tpt.	rel. F.	Tens.*	Verfärbungszeit
18,5°	90%	14,2	1,5 Minuten
19,6°	37%	6,25	14 Minuten
21°	45%	8,32	10 Minuten

*) in mm Hg.

Die Verfärbungszeit des der Luft exponierten Kobaltpapiers hängt in erster Linie von der Tension des jeweils vorhandenen Wasserdampfes ab. Demgegenüber sind andere Einflüsse, wie z. B. die sich mit der Temperatur ändernde Jonisation des Kobaltchlorürs wohl bemerkbar, aber von so untergeordneter Bedeutung, daß sie für unsere Zwecke unberücksichtigt bleiben können (s. Livingston und Shreve 1916).

Mittels der Kobaltmethode kann man, wie häufig hervorgehoben worden ist, feststellen, wieviel Wasserdampf von einer Blattfläche in der Zeiteinheit abgegeben wird unter der in der Natur selten zutreffenden Voraussetzung, daß die Luft trocken, das Wasserdampfgefälle zwischen ihr und dem Blatte also maximal ist. Man stellt somit fest die Transpirationskraft (transpiring power nach L i v i n g s t o n), man könnte auch sagen die potentielle Verdunstung, während die aktuelle Verdunstung natürlich ganz vom jeweiligen Dampfdruckdefizit der Luft abhängt. In wieweit man auch Rückschlüsse auf die Spaltenapertur machen kann, ist in erster Linie wieder von L e i c k, ferner z. B. auch von S c h o r n (S. 819) und von N i u s (S. 43) und sehr vielen früheren Autoren erörtert worden. Für unsere Zwecke genügt der Hinweis, daß nach L e i c k und den anderen Forschern die Kobaltmethode geeignet ist, um das Verhältnis der Spaltenweite von Ober- und Unterseite festzustellen, unter der Voraussetzung, daß der Unterschied zwischen oberseitigem und unterseitigem Spaltenareal nicht gar zu groß ist (von L e i c k für die isoamphistomatische **Isatis** festgestellt) und die Aperturen nicht zu klein sind. Dann „stimmt das aus den entgegengesetzten Rötungszeiten gewonnene Verhältnis mit denjenigen der Oeffnungsareale ungefähr überein"; (sind die Aperturen sehr klein, so wachsen die Rötungszeiten allerdings nicht proportional der Abnahme der Spaltengröße). Sind die Oeffnungsareale sehr verschieden und vergleicht man sie mit den reziproken Werten der zugehörigen Rötungszeiten, so findet man immerhin noch „ein gleichsinniges Fallen und Steigen der Verhältniszahlen" (L e i c k, I, S. 839). Natürlich kann man aus der Rötungszeit überhaupt nur dann Schlüsse auf das Verhalten der Spaltöffnungen ziehen, wenn deren Apertur einen „limiting factor" bei der Transpiration bildet; ist das nicht der Fall, sind die Spalten vielmehr, wie L e i c k sagt, überdimensioniert, so hängt die Länge der Rötungszeit nur mehr vom Dampfgehalt der Interzellularräume und von dem dichteren oder weniger dichten Gefüge des Mesophylls ab (L e i c k, S. 781).

Alle Schlüsse von der Rötungszeit auf den Zustand der Spaltöffnungen gelten natürlich nur dann, wenn die kutikuläre Transpiration vernachlässigt werden darf. In der großen Literatur über die Kobaltmethode liegen nur sehr vereinzelte Angaben darüber vor, in wieweit sie auf die kutikuläre Transpiration [5]) anspricht. Mir ist hier eigentlich nur der Auszug aus der japanisch geschriebenen Arbeit von K o k e t s u (1926) bekannt, in welcher die Transpiration der spaltöffnungsfreien

[5]) Ueber die Frage der kutikulären Transpiration i. Allg. siehe die Arbeiten von Leick (1927, I, S. 780), Kamp (1930), Mittmeyer (1933) Stalfeld (1926 u, 1932, I).

Oberseite der Blätter von **Coleus Blumei** mittels hygroskopischen Papiers (Kobaltpapiers?) bestimmt wird.[6]) Die Frage, ob mittels Kobaltpapiers die kutikuläre Transpiration nachgewiesen werden kann, wirft schon S t a h l (1894) auf und entscheidet sie im negativen Sinne. „Blätter", so schreibt er „die nur unterseits Stomata führen, röten, wenn sie einer besonnten, kräftig vegetierenden Pflanze (mit hypostomatischen Blättern) entnommen sind, das Papier schon wenige Minuten später mit ihrer Unterseite, während das der Oberseite anliegende Papier oft nach mehreren Stunden noch seine rein blaue Farbe beibehält. (Beispiele: **Tradescantia zebrina, Salix caprea, Adiantum** u. a. m., also auch Pflanzen mit dünner Kutikula); kittete er, um ganz einwandfrei zu arbeiten, kleine Glasschälchen, in welchen sich Kobaltpapier befand, luftdicht auf die Blattoberseite von **Hedera** auf, so dauerte es z. B. drei Tage bis zur Rotfärbung." (Ueber die kut. Transp. von Hedera s. auch K a m p). Alle diese Angaben zeigen, daß offenbar der Nachweis einer Wasserdampfabgabe durch die Kutikula mittels Kobaltpapiers nur schwer zu erbringen ist. Gleichwohl stellte ich einige eingehendere Versuche darüber an. Ich wandte mich zuerst der Untersuchung von Moosblättchen zu, um zu sehen, ob vielleicht die Transpiration bei kleinen Objekten wegen ihres absolut genommen geringen Wassergehaltes schwer nachzuweisen ist. **Mnium undulatum** wurde einige Zeit im feuchten Raume gehalten, dann wurde ein Blatt abgetrennt und zwischen Kobaltpapier untersucht. Es erfolgte alsbald, innerhalb einer viertel Minute, eine sehr deutliche, den Umriß des Blattes wiedergebende Rötung beiderseits; wurde dasselbe Blatt gleich darauf abermals untersucht, so ließ die Rotfärbung nun etwa 1 Minute auf sich warten, ein drittes Mal trat kaum mehr eine Verfärbung ein. Moosblättchen, die schwach geschrumpfelt waren, ergaben erst nach längerer Zeit Verfärbung. Sodann wandte ich mich dem Versuch zu, die kutikuläre Transpiration von Blütenblättern mit Kobaltpapier zu untersuchen. Bekanntlich liegen mehrere Angaben vor, denen zufolge diese Organe trotz zarter Oberhaut nur langsam transpirieren (s. B u r g e r s t e i n , I, S. 81 und II, S. 76). Tatsächlich ergab sich nun eine auffallend langsame Verfärbung des Kobaltpapiers unter dem Einfluß von Blütenblättern, auch wenn diese sehr zart waren. So zeigt sich bei Blumenkronblättern von **Tropaeolum** erst nach ungefähr 10 Min. eine zwar deutlich sichtbare, aber doch sehr mäßige Verfärbung, auf der Oberseite eher stärker als auf der Unterseite. (Das Kobaltpapier wurde durch Laubblätter mit offenen Spalten schon innerhalb von Bruchteilen einer Minute verfärbt.) In anderen Versuchen

[6]) K o k e t s u sagt, daß sich die Stomata bei **C. Blumei** „almost exclusively" an der Blattunterseite befinden. Nach E c k e r s o n (1903) ist die Pflanze hypoamphistomatisch.

dauerte es etwa eine ganze Stunde bis das Kobaltpapier, welches Blütenblättern anlag, ziemlich rot gefärbt war. Bei **Heliopsis** z. B. hatten die Zungenblütenblätter nach ca. 20 Minuten eben erst das Kobaltpapier deutlich verfärbt, bei Laubblättern derselben Pflanze, welche amphistomatisch sind, konnte vollkommene Rotfärbung auf der Unterseite schon nach einer Minute beobachtet werden; oben dauerte es etwas länger. Eine Blüte von **Canna** zeigte, daß auch hier die Perianthblätter das Kobaltpapier nur ganz langsam verfärbten, das Labellum etwas schneller, immerhin aber auch recht langsam. Auch die Korolle des Löwenmäulchens verfärbte Kobaltpapier nur ganz langsam; unter denselben Bedingungen ergab die Unterseite der hier hypostomatischen Laubblätter Rotfärbung nach etwa 2 Minuten. Eine sehr langsame Verfärbung der Blumenkronblätter ergab ferner **Phlox** sp , **Lathyrus odoratus, Glancium, Papaver, Cichorium** und viele andere. Diese ganz allgemeinen Ergebnisse müßten natürlich noch ergänzt werden durch mikroskopische Untersuchungen der verschiedenen Blütenblätter auf die Gestalt der Epidermiszellen, der Kutikula, das Vorkommen von Spaltöffnungen, Oelüberzüge u. ä. Ich selbst konnte an den genannten Objekten Spaltöffnungen im allgemeinen nicht oder allenfalls in geringer Zahl nachweisen, ohne über deren Funktionsfähigkeit etwas aussagen zu können (vergl. dazu u. a. die Arbeit von Hoffmann, 1930).

Da die Oberfläche der Blumenkronblätter mit der von Laubblättern nicht verglichen werden kann, wandte ich mich nunmehr der Frage zu, ob und wie schnell spaltöffnungsfreie Oberseiten von Laubblättern das Kobaltpapier verfärben. Wurde das hypostomatische Blatt von dem bereits von Stahl untersuchten **Adiantum capillus veneris** im feuchten Warmhaus beiderseits mit Kobaltpapier belegt, so verfärbte sich dieses an der Unterseite fast sofort, auf der Oberseite begann eine schwache Verfärbung nach etwa 10 Min. eben deutlich zu werden. Blieben die Blätter nunmehr 3 Min. im Zimmer liegen, so färbte ihre Unterseite das Kobaltpapier erst nach 5 Min. rot, auf der Oberseite war nach etwa 10 Min. vielleicht eine Spur von Verfärbung nachzuweisen. Ließ man die Blätter etwa eine halbe bis dreiviertel Stunden im Zimmer liegen, so war jetzt nach etwa 10 Min. erst eine schwache Verfärbung auf der Unterseite wahrzunehmen, die Oberseite aber ließ das Papier während einer Stunde blau. Hier dürfte also wahrscheinlich ein „incipient drying“ [7]) der oberseitigen Kutikula nachweisbar gewesen sein. Ob die Verfärbung des Papiers auf der Unterseite nur die Folge

[7]) Ueber „incipient drying“ der Kutikula s. u. a. Stalfelt, 1932 und Lachenmeier, 1933.

einer kutikulären Tranpiration oder aber auch einer Diffusion des Wasserdampfs durch die geschlossenen oder beinahe geschlossenen Stomata gewesen ist, läßt sich mittels Kobaltpapiers nicht sicher entscheiden. (Bei all diesen Versuchen wurde auch getrocknetes Filtrierpapier zwischen Kobaltpapier gelegt und sicher gestellt, daß dann das Kobaltpapier während langer Zeit keinerlei Verfärbung zeigte.) Es wurden dann noch die hypostomatischen Blätter von **Aegopodium podagraria** verwendet. Von zwei opponierten Blattfiedern wurde die eine sofort zwischen Kobaltpapier gelegt, die andere erst, nachdem sie eine halbe Stunde lang an der Luft gelegen hatte. Die erstere verfärbte das Kobaltpapier oben ganz schwach nach reichlich 20 Min., die letztere erst nach der doppelten Zeit. Auch hier weist also das Kobaltpapier kutikuläre Transpiration nach und es scheint so als ob man das „incipient drying" der Kutikula auch bei diesem Blatte nachweisen kann. Fassen wir zusammen, so sehen wir, daß die kutikuläre Transpiration auch vom Kobaltpapier angezeigt wird, im übrigen kann immer nur von Fall zu Fall entschieden werden, in wieweit sie neben der stromatären für die Rötung des Papiers verantwortlich zu machen ist. Ganz allgemein wird man sagen können, daß dann, wenn sich auf der Stomata führenden Blattfläche eines mesophytischen Laubblattes das Kobaltpapier in wenigen Minuten, jedenfalls in kürzerer Zeit als in 10 Min. rötet, neben der kutikulären die stomatäre Transpiration dabei wesentlich mitwirkt; wenn aber der Beginn der Verfärbung entschieden mehr als 10 Min. auf sich warten läßt, dann kann sie wohl fraglos auf kutikuläre Transpiration bezw. Diffusion durch geschlossene Stomata zurückzuführen sein. Daß die Beurteilung durch die verschiedene Ausbildung der obern und der untern Kutikula dorsiventraler Blätter erschwert wird, ist fraglos.

Eine Beobachtung, welche wohl die meisten Forscher, die mit Kobaltpapier gearbeitet haben, gemacht haben, ist die, daß das über den Mesophyllinseln rotgefärbte Papier über den Nerven seine blaue Färbung behält, was ja nicht wunderbar ist, da über den Nerven die Spaltöffnungen fehlen und sie nach L i n s b a u e r (1917, 1918) in der Nähe der Nerven weniger zur Oeffnung neigen, als entfernt von ihnen. Auffallender ist schon, daß sich z. B. auf der Oberseite von **Tropaeolum,** falls die Spalten geschlossen oder verengt sind, die Nerven rot vom blauen Feld abheben. Auch bei **Hydrolea** sp. kann man beobachten, daß sich die Nervatur, besonders der Hauptnerv, merkwürdig deutlich als roter Strich von dem zunächst noch blau bleibenden Papier abhebt. Die Kutikula muß also über den Nerven für Wasserdampf durchlässiger sein als über den Mesophyllinseln; ob sie

dort dünner ist, müßte mikroskopisch ermittelt werden, desgleichen ob dieser Erscheinung eine biologische Bedeutung zukommt. (Exkretion?)

Wir wollen diese Ausführungen über kutikuläre Transpiration mit dem Hinweis schließen, daß für ihren Nachweis, falls die Kutikula nicht zu derb und nicht ausgetrocknet ist, das Kobaltpapier mehr leistet als das D a r w i n'sche Hornhygrometer. D a r w i n hält es sogar für einen Vorteil des Hygrometers, daß es auch bei einem unvollständigen Schluß der Spaltöffnungen keinen Ausschlag zeigt. Er spricht von „closure" dann, wenn sein Hygrometer nicht mehr ausschlägt, nicht etwa dann, wenn die Spaltöffnungen hermetisch geschlossen sind. Der Unterschied zwischen der Kobaltmethode und dem Hygrometer besteht eben darin, daß beim Auflegen des Kobaltpapiers künstlich ein steiles Gefälle erzielt wird, die Rötungszeit also von der jeweils herrschenden Luftfeuchtigkeit unabhängig ist, während, wie jedermann sich leicht überzeugen kann, das Hygrometer besser in trockener Luft (z. B. in der geheizten Stube) als in feuchter Luft reagiert.

b) E i g e n e U n t e r s u c h u n g e n :

Wenn man die verschiedensten Laubblätter im Laufe des Tages unter nicht ganz extremen Bedingungen bei zulänglicher Beleuchtung und Feuchtigkeit mit Hilfe von Kobaltpapier untersucht, so kann man sich, wie bekannt, oft aus den beiderseitigen Rötungszeiten, wenn auch nur ganz annähernd, über Verteilung und Zahl der Spalten unterrichten. Die Phyllodien von **Acacia,** in diesem Zusammenhang schon von D a r w i n genannt, röten das Papier beiderseits gleich schnell, wenn ihre beiden Seiten gleich beleuchtet sind. Bei stärkerer Beleuchtung der einen Seite wird diese das Papier schneller röten. Gleiches gilt, um ganz beliebige Beispiele zu nennen, für **Lathyrus Nissolia, Cochlearia** u. v. a., falls ihre Blätter auf beiden Seiten gleich bestrahlt sind. Es handelt sich eben hier um annähernd isoaphistomatische Blätter. Wenn bestimmte Leguminosen die Oberseite schneller röten als die ungefähr gleich hell beleuchtete Unterseite, so darf man daraus auf die bei anderen Familien seltene Epiamphistomatie schließen. (L e i c k I, S. 796). Auch **Stachys lanata** oder **Senecio leucostachys,** um einige stark filzige Blätter zu nennen, sind laut Ausfall der Kobaltmethode annähernd isoamphistomatisch (s. V o s s , 1917, S. 104). Natürlich muß diese Methode immer durch mikroskopische Untersuchungen bestätigt werden. Ungefähr isoamphistomatisch sind auch unsere Wegericharten. **Plantago major,** früh im Schatten untersucht, verfärbte innerhalb anderthalb Minuten das Papier beiderseits gleich schnell, vielleicht unten eine Spur schneller. Bei

oben befindliche Papier etwas schneller, wenn die Unterseite verhältnismäßig stark beschattet war. Dieselbe Pflanze verhielt sich nach längerer Besonnung so, wie u. a. Weber (1927) es für viele andere Pflanzen beschreibt: Die Blätter werden ganz welk und ich fand, daß beide Seiten derselben das Kobaltpapier sehr schnell verfärben, etwa in einer halben Minute; die Stomata sind beiderseits weit geöffnet. Abends trat in natura das ein, was Weber, l. c., künstlich durch Injektion mit Wasser erreichte: die Blätter wurden im Schatten wieder straff, Kobaltpapier war beiderseits auch nach drei Minuten noch fast blau und verfärbte sich dann langsam auf der Oberseite, noch langsamer auf der dunkleren Unterseite, d. h. die Stomata waren nunmehr geschlossen oder stark verengt. (Vgl. dazu besonders auch Iljin, 1932).

Bei vielen andren Blättern wird man auf die so häufige Hypoamphistomatie schließen dürfen, wenn unter gewöhnlichen Bedingungen die Oberseite zur Verfärbung des Kobaltpapiers trotz stärkerer Beleuchtung etwa die drei bis fünffache Zeit braucht bis zur vollkommenen Rotfärbung als die Unterseite. Um einige Nachtschattenpflanzen zu nennen, gilt dies für **Datura stramonium, Lycopersicum, Atropa belladonna, Nicotiana rustica** und **tabacum.** Untersuchen wir aber die eigenartige, schon von Leick (I, S. 798) als isoamphistomatisch bezeichnete **N. glauca** mit ihren grau bereiften Blättern, so wird sich das Kobaltpapier, falls kein zu großer Beleuchtungsunterschied der Blattseiten besteht, beiderseits etwa gleich schnell verfärben. Ihre Blätter sind einigermaßen isolateral gebaut; die schwere Benetzbarkeit läßt sich mit dem Vorkommen oberseitiger Spaltöfnungen in Einklang bringen, und das Mikroskop zeigt oben und unten die gleiche Zahl von Spaltöffnungen, ältere Blätter, die bei meinen Pflanzen mehr oder minder horizontal standen, eine geringere Zahl als die fast vertikal im Raume stehenden oberen Blätter. Während die Blätter von **N. tabacum** das Kobaltpapier an einem schönen Julimorgen unterseits nach 3 Min. verfärbten, dauerte es auf der heller beleuchteten Oberseite reichlich 6 Minuten. Bei **N. glauca** aber verwischte sich dieser Unterschied der beiden Seiten. Jene kleinen, vertikalen Blätter dieser Species verfärbten das Papier auf beiden Seiten ziemlich gleich schnell; war die Unterseite etwas stärker beleuchtet, so war die Rötungszeit kürzer als auf der Oberseite und umgekehrt. Eine spezifisch verschiedene Reaktionsfähigkeit der beiderseitigen Stomata konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. Eigenartigerweise aber verhielt sich die Pflanze anders, als ich sie in den letzten Oktobertagen untersuchte; jetzt reagierte an Blättern, die beiderseits gleich hell beleuchtet waren, die Oberseite viel träger und verfärbte das Kobaltpapier auch nach 6 Min. nur

ganz wenig, während es auf der Unterseite schon nach 4 Min. ganz rot war. Es scheint also, als ob die zu verschiedenen Jahreszeiten herrschenden klimatischen Bedingungen verschiedenartige Reaktionsweise der beiderseitigen Spalten trotz gleicher Außenbedingungen bewirkten. Stellte ich die Pflanze nunmehr an einem sonnigen Oktobertage ins helle Warmhaus, so glich sich dieser Unterschied wieder aus, d. h. die beiderseitigen Spalten reagierten wieder ziemlich gleich schnell auf gleich starke Beleuchtung. Ich habe diese merkwürdige Beobachtung des unterschiedlichen Verhaltens im Sommer und im Herbst leider zu spät gemacht, um sie noch genauer analysieren zu können.

Wir wenden uns jetzt der etwas genaueren Untersuchung einiger hypoamphistomatischer Blätter zu. Jenes auffallende Welken, welches oben schon für den Spitzwegerich beschrieben worden ist, hat W e b e r (1927), dessen Angaben ich auch hier bestätigen kann, für **Impatiens parviflora** und andere Pflanzen beschrieben; u. a. schildern es S c h o r n auch für die Syringe, S t a l f e l t (1916) für den Klee, ich konnte es, um auch ein hypostomatisches Blatt zu nennen, u. a. auch bei **Sonchus** beobachten, dessen Blätter im schlaffen Zustand das Kobaltpapier schon nach einer halben Minute unten rot verfärbten, also weit offene Spalten hatten, oben aber nicht. Am bekanntesten in dieser Hinsicht ist wohl **Impatiens parviflora,** deren Blätter in diesem schlaffen Zustand ich ebenfalls mittels Kobaltpapiers und mittels Infiltration untersuchte um zu sehen, ob sich vielleicht die beiderseitigen Spalten verschieden verhalten. Das ist nicht der Fall. An den Standorten, die ich studierte, hatten welke Impatiensblätter in der Sonne beiderseits weit offene Spalten, und zwar besonders dann, wenn sie vorher im hellen Schatten ihre Spalten schon geöffnet hatten. War nach einiger Zeit die Sonne wieder verschwunden, so wurden die Blätter wieder straff und die Stomata oben und unten Xylol-negativ. Standen dicht neben diesen im hellen Schatten solche Exemplare, die vorher nicht besonnt waren, so waren ihre ober- wie unterseitigen Spalten, wie die Infiltration zeigte, weit geöffnet. Dicht nebeneinander stehende Individuen können sich also im Zustande ihres stomatären Apparates unter gleichen Bedingungen ganz verschieden verhalten, wenn die vorherigen Bedingungen verschieden waren (S t a l f e l t , K e r l u. a. F.).

Um auch einen Baum mit Hypoamphistomatie zu untersuchen, wählte ich **Salix babylonica.** Ihr Blattbau ist einigermaßen isolateral, unter der oberen Epidermis finden wir zwei Schichten gut entwickelter Palissaden, darunter eine Schicht ziemlich kurzer, dann unter der unteren Epidermis eine solche wieder etwas mehr gestreckter Palissadenzellen. Die Zahl der Spalten der Unterseite ist etwa fünf mal so groß wie die der

Oberseite. Es war leicht an den senkrecht herabhängenden Zweigen dicht beieinander inserierte Blätter zu finden, auf deren Kante das Himmelslicht fiel, sodaß die beiden Blattseiten ziemlich gleich beleuchtet waren, — wobei wir davon absehen müssen, daß die Oberseite der Blätter das Licht stärker reflektiert. An einem schönen hellen Herbsttage um die Mittagsstunde (Tpt. 11 Grad, r. F. 75%) färbte die Oberseite das auf ihr liegende Kobaltpapier erst nach 20 Min. ganz rot, die Unterseite schon nach knapp 3 Minuten. Machen wir denselben Versuch morgens 9 Uhr oder abends etwa um 5 Uhr, so verfärbt nunmehr die Unterseite erst nach etwa 5 Min.; das Papier auf der Oberseite ließ dann aber auch nach etwa einer halben Stunde kaum eine Verfärbung nachweisen. Wir dürfen daraus schließen, daß, wenigstens zur Herbstzeit, die Oberseite der Blätter nur zur Zeit der hellsten Beleuchtung an der Regulierung des Gasaustausches wesentlich beteiligt ist, nicht aber bei herabgeminderter Beleuchtung. Mit Wahrscheinlichkeit dürfen wir ferner annehmen, daß bei der Trauerweide das einzelne Stoma ein anderes lichtphysiologisches Verhalten auf der Ober- als auf der Unterseite zeigt. Doch wird man mit solchen Schlüssen sehr vorsichtig sein, da es zweifelhaft bleiben muß, ob bei so lange ausgedehnten Versuchszeiten wie sie hier nötig sind, um Rötung auf der Oberseite zu erzielen, die Kobaltmethode noch annähernd zuverlässige Werte gibt. Die Infiltrationsmethode ergab, daß die Unterseite, wenn das Kobaltpapier auf offene Spalten schließen ließ, sich mit Xylol lebhaft infiltrierte, die Oberseite aber nicht, wenn sie das Papier nicht oder nur sehr langsam verfärbte. — Wählte man solche Blätter dieses Baumes aus, an deren Flächen das Licht nicht, wie bei den eben besprochenen vorbeistrich, sondern bei denen es senkrecht auf die Oberseite fiel, so färbte diese das Papier mittags nach 10 Min. rot, während die unterseitigen Stomata etwa ebenso weit geöffnet waren, als an den oben genannten, von der Kante her belichteten Blättern. Abends aber, um halb achtzehn Uhr, waren die oberseitigen Spalten geschlossen, auch wenn das Licht direkt auf die Oberseite fiel, die Spalten der Unterseite konnten dann das Papier nach ca. 6 Min. rot färben. Wählte man ein von unten her belichtetes Blatt, so konnte man um Mittag immerhin noch langsame Verfärbung auf der lichtabgewendeten Oberseite beobachten, unter der Voraussetzung, daß das Licht so hell war, daß die dem Licht zugewandten unteren Spalten spätestens nach etwa 2 Min. Vollrötung auslösten. Abends und früh morgens waren die Spalten der lichtabgewandten Oberseite natürlich immer geschlossen, während die der Licht zugewandte Unterseite das Papier nach einigen wenigen Minuten röteten.

Nach Angaben von Kerl (S. 421) schließen sich die Spalten der nahe verwandten **Salix elegantissima** nachts nicht vollständig; vermutlich bezieht sich das auf die unteren Spalten.

Dicht neben unserer S. babylonica stand ein Exemplar von **Salix fragilis** mit hypostomatischen, bifacial gebauten Blättern, die zum Vergleich herangezogen werden konnten, aber nichts besonderes boten. Die Unterseite zeigte lebhafte Transpiration mittels ihrer zahlreichen Spalten, die Oberseite verfärbte begreiflicherweise das Papier überhaupt nicht, bezw. nach äußerst langer Zeit. Da die bei **Salix babylonica** besprochenen Fragen über verschiedene Reaktionen der beiderseitigen Spalten sich an isoamphistomatischen Blättern weitaus sicherer beantworten lassen, wäre es gut bei etwaiger weiterer Untersuchung auch Weiden mit Isoamphistomatie heranzuziehen: als eine solche nennen Pisek und Cartellieri (III, S. 165) **Salix retusa.** [8]) Daß die Untersuchungen auch noch zu anderen Jahreszeiten als im Herbst wiederholt werden müssen, zeigen u. a. die Erfahrungen von Weber (1923) an der Roßkastanie.

Ich wende mich nun der Kapuzinerkresse zu. Unter Hinweis auf die vielen schon vorhandenen Angaben sei hier soviel gesagt, daß das Blatt hypoamphistomatisch ist, ich finde auf der Oberseite etwa halb soviel Spalten als auf der Unterseite; (bei anderen Bedingungen oder auch bei bestimmten Sippen könnte sich das Verhältnis möglicherweise zu Gunsten der Unterseite etwas verschieben). Zur allgemeinen Orientierung stellte ich im Laufe eines Sommers zunächst an verschiedenen Standorten, an schattigen Stellen des Gartens, im Gewächshaus, aber unter nicht extremen Bedingungen eine sehr große Zahl von Kobaltversuchen an, bei welchen die Blätter ihre normale Lage hatten (also Unterseite weniger hell, vielleicht auch in etwas feuchterer Atmosphäre als Oberseite). Als Durchschnitt aus vielen Proben ergab sich das Verhältnis der Rötungszeiten auf der Unterseite zu der auf der Oberseite wie 1 : 3,2 oder 1 : 3,5 mit geringfügiger Streuung, selten war das Verhältnis 1 : 2 oder 1 : 5. Früh morgens und spät abends verlängerten sich die Rötungszeiten, doch habe ich nicht sicher finden können, daß sich das Verhältnis zwischen oben und unten gegen dasjenige während der Tagesmitte verschoben hätte. Die Rötungszeit, welche auf der Unterseite um Mittag eine, oben etwa drei Minuten betragen hatte, verlängerte sich abends um 6 Uhr auf etwa 6 Min. an der Unterseite, die Zeiten der Oberseite waren dann aber schon so lange, daß sie zu keinen bestimmten Schlüssen mehr verwendet werden können. Um so bestimmter konnte ich aber nachweisen, daß das Verhältnis der Rötungszeiten auf Ober- und Unterseite = 1,

[8]) Voß (1917, S. 73) allerdings findet **S. retusa** hypoamphistomatisch.

allenfalls = 1,3 : 1 wurde, wenn ich besonnte Blätter untersuchte. Ein Beispiel: Um halb 19 Uhr im Garten, — die Sonne traf die Blätter nicht mehr, — war die Rötungszeit unten etwa eine Minute, oben fast 3 Min. Am nächsten morgen früh färbten die Blätter bei heller Beleuchtung das Papier auf der Oberseite etwas langsamer, als auf der Unterseite, um 12 Uhr in der Sonne war das Papier beiderseits nach einer Minute rot, oben vielleicht eine Spur später. Die beiderseitigen Spaltöffnungen ließen jetzt den Alkohol sehr schnell eindringen. Um 16 Uhr ließ die Kobaltmethode vielleicht schon eine mäßige Verengung der beiderseitigen Spalten erkennen, die dann mit einsetzender Dunkelheit sehr deutlich wurde; das Verhältnis der Zeiten oben und unten war nunmehr wieder etwa 3 : 1. Ob bei der Dämmerung die einzelnen Stomata der Oberseite schneller auf die Lichtsenkung reagierten, ließ sich auch hier mit der Kobaltmethode nicht ermitteln, das müßte auf mikroskopischem Wege entschieden werden. Alkohol infiltrierte die Unterseite abends noch stark, die Oberseite kaum mehr.

Bei einem weiteren Versuch wurde eine Topfpflanze gut begossen und in die Sonne gestellt, ein leichter Wind verhinderte eine allzu starke Erwärmung.[9]) Nach etwa 10 Min. Sonnenwirkung war die Rötungszeit unten knapp eine Minute, oben etwa 2 Min., Alkohol drang in die Unterseite stark, in die Oberseite schwach ein. Nach 2 stündiger Besonnung rötete die Unterseite nach ¾ Min., die Oberseite beinahe eben so schnell; Alkohol drang jetzt beiderseits stark ein, unten etwas schneller. Man könnte daran denken, daß an besonnten Blättern die oberen, besonders stark belichteten Stomata sich infolge der starken Bestrahlung weiter öffneten als die unteren; da aber bei Infiltrationsversuchen die unteren Spalten immer weiter geöffnet zu sein scheinen, als die oberen, möchte ich es eher für möglich halten, daß in diesen Sonnenversuchen die Kobaltmethode nichts bestimmtes über das Verhältnis der Spaltenweise beiderseits

[9]) Trotz äußerst primitiver Messung der Blattemperatur (Umwickeln des Thermometergefäßes mit dem Blatte) gelang es mir immer, Beziehungen zwischen dieser Temperatur und dem Ausfall der Kobaltprobe zu finden. An einem heißen, wolkenlosen Tag war die Tpt. im Schatten 22,7 Grad; ein **Diospyrosblatt,** welches Kobaltpapier nur ganz langsam verfärbte, hatte eine Tpt. von 24,5 Grad, ein dicht dabei befindliches **Rumexblatt,** daß das Kob. papier beiderseits sehr schnell rot färbte, hatte eine Tpt. von nur 22,2 Grad. — Blätter von **Tropaeolum** wiesen eine Tpt. von 24 Grad im Schatten auf, während die Lufttemperatur 26 Grad betrug, sie verfärbten das Kobaltpapier lebhaft. In der Sonne betrug die Tpt. der Blätter, die gleichfalls schnell verfärbten, 28 Grad, die Lufttemperatur etwa eben so viel. Verglich ich damit z. B. die Blätter eines benachbarten **Sorbus,** die Kobaltpapier überhaupt nicht verfärbten, so betrug deren Temperatur in der Sonne ca. 31 Grad oder mehr.

aussagen kann, daß vielmehr hier ein Fall vorliegt, von dem Leick (I, S. 781) sagt, die Spalten seien beiderseits „überdimensioniert"; sie wirken nicht mehr begrenzend auf die Wasserdampfabgabe, so daß die Rötungsgeschwindigkeit des Kobaltpapiers wohl das Maß der Wasserdampfabgabe anzeigt, nicht aber den Zustand des stomatären Apparates beider Blattseiten zu vergleichen gestattet.

Wir kommen nun zu der Frage, wie sich die beiderseitigen Stomata von **Tropaeolum** bei verminderter Wasserzufuhr verhalten. Wenn man dieser Frage näher tritt, indem man Blätter abschneidet und an der Luft liegen läßt, [10]) so zeigt sich ein sehr deutlicher Unterschied, je nachdem diese Blätter beim Abschneiden offene oder geschlossene Stomata führen. Nimmt man Blätter einer Pflanze, die in einem nur schwach begossenen Blumentopf wächst, so wird man bei Infiltrationsversuchen finden, daß ihre Stomata beiderseits Xylol nicht eindringen lassen. Legt man nun solche Blätter nach dem Abschneiden in die Sonne und in den Schatten, so wird man finden, daß selbst bei den Blättern in der Sonne das Welken nur langsam vor sich geht. U. U. gehen die unteren Stomata in der Sonne etwas auf und werden Xylol positiv. Ganz anders, wenn man solche Blätter wählt, die ihre Spalten weit geöffnet haben; legt man solche nach dem Abschneiden in die Sonne oder in den Schatten, so sind die Sonnenblätter schon nach ganz kurzer Zeit welk, die Schattenblätter etwas später. Nach einer viertel Stunde können die Sonnenblätter schon ganz und gar dürr sein, die Schattenblätter erst etwas schlaff. Die Stomata der Sonnenblätter bleiben gegenüber Alkohol und Xylol vollkommen offen. Die Spalten der Schattenblätter können sich nach einiger Zeit schließen, falls das Welken im Schatten hinreichend langsam vor sich geht. In keinem Fall konnte ich aber nachweisen, daß ein wesentlich verschiedenes physiologisches Verhalten zwischen den beiderseitigen Spalten vorliegt.

Läßt man, statt die Blätter abzuschneiden, die Erde im Blumentopf austrocknen und diesen dann bei heller Beleuchtung, aber ohne Besonnung stehen, so sieht man den Pflanzen, da die Blätter tagelang straff bleiben können, keinen Wassermangel an; die Kobaltprobe jedoch zeigt, daß dann das Paiper beiderseits während einer halben Stunde oder länger vollkommen blau bleibt. Waren bei reichlicher Wasserzufuhr die Spalten der beiden Seiten für Alkohol stark durchlässig, so werden beim Austrocknen sehr bald die unteren das Xylol noch etwas durchlassen, die Oberseite aber nicht mehr mit Sicherheit, schließlich infiltrieren beide Seiten nicht mehr. Elegant ist auch die Darwin'sche (1898) Methode, mittels eines Quetschhahns, den man

[10]) Dazu Molisch, 1912; Stalfelt I, 1932; Iljin, 1932.

Blattfläche zu drosseln. Auch hierbei bleiben die Blätter zunächst ganz straff und sind äußerlich von denen derselben Pflanzen, an die kein Quetschhahn angesetzt ist, nicht zu unterscheiden, aber ihre Spalten erweisen sich bald als geschlossen. Während ein nicht gedrosseltes Blatt beispielsweise bei guter Beleuchtung (Tpt. 19 Grad, rel. Feuchtigk. 63%) Kobaltpapier auf der Unterseite nach einer, auf der Oberseite nach drei Minuten rot färbte, dauerte es bei einem seit 24 Stunden gedrosselten Blatt derselben Pflanze zur gleichen Tageszeit unten zwei Minuten, oben ca. 5 Minuten, bis Vollrötung erfolgt war. Weitere 24 Stunden später sah das gedrosselte Blatt noch ganz normal aus, es dauerte aber reichlich 10 Min., bis es unterseits das Papier nur rotblau verfärbt hatte, oben war es nach dieser Zeit noch blau. Einen Tag später war auf dem unterseitigen Kobaltpapier erst nach 25 Min. eine ziemliche Rötung zu beobachten, oben war es nach 25 Min. erst blaurot. Jetzt zeigten sich die Stomata gegen Xylol vollkommen negativ, die genannte Verfärbung ist wohl fast ausschließlich auf kutikuläre Transpiration zurückzuführen, trotzdem zweifellos „incipient drying" der Kutikula eingesetzt hatte. Wird nun der Quetschhahn entfernt, so zeigen nach etwa 24 Stunden die vorher gedrosselten Blätter wieder ihr normales Verhalten. Aber bei allen diesen Versuchen konnte nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden, daß die beiderseitigen Spalten verschieden auf erschwerte Wasserzufuhr reagieren. Manchmal hatte ich zwar den Eindruck, als ob die oberen Spalten bei Wasserentzug sich früher schließen, bei erneuter Bewässerung aber erst nach längerer Zeit wieder normal funktionieren als die unteren, eine bestimmte Antwort auf die Frage kann aber die Kobaltmethode wohl kaum liefern.

Es wurden an **Tropaeolum** dann noch eine ganze Anzahl von Versuchen mit Verdunkelung angestellt. Es zeigte sich, daß auch nach tagelanger Verdunkelung, reichliche Wasserzufuhr vorausgesetzt, unterseits eine Kobaltzeit von 6—8 Min. nachweisbar war, während es auf der Oberseite 20 Min. oder mehr dauerte, bis die Verfärbung des Papiers eingesetzt hatte. Die Xylol-Infiltration verlief dann auf der Unterseite träge, auf der Oberseite blieb sie aus. Wir dürfen hieraus folgern, daß in diesen Dunkelversuchen, in denen, anders als bei den obigen Trockenversuchen, kein „incipient drying" eingetreten war, die besagte Verfärbung des Kobaltpapiers nicht lediglich auf kutikuläre Transpiration zurückzuführen war, sondern darauf, daß im Dunkeln bei hinreichender Feuchtigkeit die Spalten sich nicht hermetisch schließen. [11]) Auch hier war mit Hilfe der Kobalt-

[11]) Molisch nennt Bedingungen, unter denen Nachts bei **Tropaeolum** Schluß erfolgt, Kerl solche, unter denen die Spalten offen bleiben; entscheidend dürfte in erster Linie die Bodenfeuchtigkeit sein.

methode nicht sicher zu entscheiden, ob vielleicht die einzelnen Spalten der Oberseite auf Lichtentzug anders reagieren als die der Unterseite. — Wenn man eine während einiger Tage verdunkelte Pflanze wieder belichtete, so verfärbte nach einer dreiviertelstündigen Lichteinwirkung die Unterseite das Papier innerhalb drei Minuten, die Oberseite erst innerhalb der dreifachen Zeit.

Ich stellte auch noch einige Kobaltversuche mit Blättern an, deren Unterseite heller beleuchtet war, als die Oberseite. Die nach oben schauende Unterseite war nach anderthalb Minuten rot, die nach unten schauende Oberseite nach 10 Min. noch hellblau. Ein in normaler Lage befindliches Blatt derselben Pflanze färbte das Papier auf der Unterseite ebenfalls nach anderthalb Minuten rot, auf der Oberseite erst in etwa der dreifachen Zeit.

Zusammenfassend kann ich sagen, daß eine physiologische Differenz zwischen den oberen und unteren Spalten des **Tropaeolum** mittels Kobaltpapiers weder während des normalen Tageslaufs, noch in Dürre-, noch in Dunkelversuchen nachgewiesen werden konnte.

II. Porometerversuche.

Als Darwin und Pertz 1911 das Porometer in die Pflanzenphysiologie einführten, glaubten sie, durch Beobachtung der Fallzeiten die Spaltenaperturen vergleichend messen zu können. Spätere Forscher [van Slogteren (1917), Bachmann (1922) und andere gleich zu nennende Autoren] zeigten aber, daß „das den Spalten vorgelagerte Interzellularsystem von großer, oft von ausschlaggebender Bedeutung für den Porometereffekt ist“ und es war besonders Leick, der anläßlich der Beschreibung seines Doppelporometers (III, 1928) darauf hinwies, daß die Fallzeiten die „Luftwegigkeit“ des Blattes, nicht aber ohne weiteres die Spaltenapertur anzeigen. In einer ausgezeichneten Arbeit hat dann besonders Nius (1931) die Richtigkeit solcher Betrachtungen dargetan. Immerhin wird von Leick wie von Nius gesagt, daß bei Verwendung des Doppelporometers ein gewisser Anhaltspunkt für die Spaltenweite der beiden Seiten desselben Blattes gegeben werde, falls die Apertur nicht zu groß ist und das Gefüge des Blattes unter der oberen und untern Epidermis nicht zu verschieden. (Bei den amphistomatischen Blättern, die zum isolateralen Bau neigen, trifft letzteres ja zu). Tatsächlich hat Leick (III, S. 56) bei **Isatis** durch den einzigen Doppelporometerversuch, der zur Zeit meiner eigenen Versuche vorlag, — denn die Nius'schen liegen später — die verschiedene „lichtphysiologische Reaktionsweise beider Blattseiten“, die durch verschiedene Reaktionsweise der Stomata

mit bedingt ist, nachgewiesen. Falsch wäre es aber unter allen Umständen Proportionalität zwischen Fallzeit und Spaltenweite anzunehmen.

Bevor ich auf einige eigene Versuche eingehe, sei eine Auswahl neuer Arbeiten genannt, die mit dem Porometer arbeiten. (Weiteres bei Stalfelt, 1929, S. 180 ff. und bei Hamorak und Lubinskij, 1930, die ein Horinzontalporometer einführen). Paetz (1930) verglich bei seinen Versuchen Blätter derselben Pflanze, sodaß die Fehlerquelle, die der verschiedenartigen Ausbildung des Mesophylls entstammen kann, bei ihm entfiel; er fand, daß die Durchströmungsgeschwindigkeit bei kleiner Spaltenweite eine Funktion der 3. Potenz dieser Weite ist. Seybold (1031, S. 395) sagt, daß die relativen Zahlen des Porometers Einblick in den täglichen Verlauf der Stomavariation geben, aber keine absoluten Werte, da der Wirkungsgrad der Luftwegigkeit der Interzellularen nur schwer anzugeben ist. Füsser (1931, S. 509) ermittelte porometrisch relative Spaltweiten.

Schon 1912 (S. 15) hatte Stein gefunden, daß in bestimmten Fällen keine Uebereinstimmung zwischen Werten, welche die Kobaltmethode und das Porometer ergeben, vorhanden ist. Kobaltpapier wird u. U. langsam verfärbt, während die Porometerzeiten nur kurz sind. —

Bei zahlreichen eigenen Porometerversuchen, von denen ich hier nur eine ganz kleine Anzahl wiedergebe, arbeitete ich stets mit dem Leick'schen Doppelporometer. Zur Orientierung verwendete ich zuerst einige hypostomatische Blätter, bei welchen also die Wassersäule an der oberen Blattseite still stehen blieb. Tabelle 1 zeigt für **Anthurium ellipticum** den üblichen Wechsel der Spaltenapertur auf der Unterseite des Blattes im Laufe des Tages. Tab. 2 zeigt das Ergebnis eines Dunkel-Versuches an der gleichfalls hypostomatischen **Peperomia Verschaffelti.** Weitere Versuche betrafen amphistomatische Blätter. Ich gebe hier zwei von diesen wieder:

Tabelle 1

Anthurium ellipticum.

(hypostomatisch)

Versuchszeit	ob. Porom. Zt.	unt. Porom. Zt.
10^{31}	∞	22"
16^{00}	∞	54"
19^{00}	∞	230"

Tabelle 2

Peperomia Verschaffelti.

(hypostomatisch)

	ob. Porom. Zt.	unt. Porom. Zt.
Zu Versuchs Beginn	∞	26"
Nach 2 stdger Verdunk.	∞	39"
Nach 4 stdger Verdunk.	∞	90"

Tabelle 3

Asarum Europaeum.

(hypoamphistomatisch.)

Tpt.	r. F.	Tageszeit	ob. Porom. Zt.	unt. Porom. Zt.
25°	75%	18½	300"	110"

Tabelle 4

Canna indica.

(hypoamphistomatisch)

Tpt.	r. F.	Tageszeit	ob. Porom. Zt.	unt. Porom. Zt.
28°	55%	16	135"	48"

Solche und manche andere Vorversuche zeigten mir, daß von vielen amphistomatischen Blättern, die ich prüfte, die großen Blätter der **Canna** sich für Versuche mit dem Doppelporometer besonders gut eignen und ich habe daher mit dieser Pflanze gearbeitet. Ueber die Anatomie dieser Blätter sei unter Hinweis auf die Literatur nur soviel gesagt, daß sie unterseits etwa neun mal mehr Spaltöffnungen führen, als oberseits.

Zur vorläufigen Uebersicht über die Veränderlichkeit der Stomata (Luftwegigkeit) bei **Canna** diene Tab. 5.

Tabelle 5

Canna indica.

(hypoamphistomatisch)

Versuchs-Zt.	ob. Porom. Zt.	unt. Porom. Zt.
10 h	255"	115"
13 h	155"	20"
18 h	300"	20"
21 h	∞	265"

Tabelle 6

Canna indica. (25. 7. 29.)

(hypoamphistomatisch)

Tpt.	r. F. %	Tageszeit	ob. Porom-Zt.	unt. Porom. Zt.
13	75	8	∞	79"
13	75	9	1300"	30"
14	75	10	160"	45"
16	65	12	500"	42"
20	65	17	∞	95"
18	65	18	∞	95"

Tabelle 6: Die Luftwegigkeit ist an der Oberseite stets kleiner, als an der Unterseite; ohne kleinere Abweichungen allzu sehr zu bewerten, welche von den im Laufe eines Tages vorkommenden Beleuchtungsänderungen oder sonstigen Unterschieden in den Außenbedingungen abhängen, ergibt ferner diese Tabelle dasselbe Resultat, welches ich auch aus sehr vielen anderen porometrischen Messungen an **Canna** entnehmen konnte: daß sich die für die Oberseite gemessene Luftwegigkeit anders verhält, als die an der Unterseite festgestellte, und zwar im gleichen Sinne anders wie es viele der oben genannten Autoren (Dietrich, Leick) bei anderen Pflanzen, ich selbst z. B. bei der Trauerweide gefunden habe: sie ist früh am Tage und spät am Nachmittage sehr geringfügig und porometrisch nicht faßbar, während sie zu diesen Tageszeiten unterseits zwar verringert ist, aber doch meßbar bleibt. So blieb im obigen Versuche die Wassersäule oberseits noch um 8 Uhr früh und schon um 17 Uhr abends feststehen, während sich unterseits die aus der Tabelle ersichtlichen Fallzeiten ergaben. Wir dürfen hieraus wohl unbedenklich auf ein unterschiedliches Verhalten der beiderseitigen Spalten schließen. Dieser Unterschied zwischen Blattober- und Unterseite war unter verschiedenen Bedingungen nachweisbar. Er gilt für Freilandpflanzen des Gartens wie auch für Gewächshauspflanzen. Im einzelnen sind die Ergebnisse von den Versuchsbedingungen abhängig. Sorgt man für gute Bewässerung und für nicht zu geringe rel. Feuchtigkeit, so gibt das Licht den Ausschlag. An trüben Tagen kann es dann vorkommen, daß sich die oberen Spalten nicht vor Mittag öffnen, an hellen Tagen aber schon früher als bei dem in Tab. 6 verzeichneten Beispiel. Bei durchschnittlichem Wetter erreichten die Spaltweiten (Luftwegigkeit) der Oberseite ihr Maximum etwa

um Mittag, die unteren zwischen 10 und 12 Uhr. Im Herbst fand sich eine geringere Luftwegigkeit als im Sommer. Bei Kobaltversuchen blieb das der Oberseite anliegende Papier lange Zeit blau, sobald zu gleicher Zeit das Porometer eine sehr lange Fallzeit angab. Mit Xylol konnte das Blatt nur dann infiltriert werden, wenn die Wassersäule des Porometers schnell sank.

Ich stellte dann zum Vergleich noch eine Anzahl porometrischer Versuche mit der Kapuzinerkresse an. Mein Material war im Sommer so sehr luftwegig, daß das Arbeiten mit ihm unbequem war; ich zog vor, diese Pflanze zur Winterszeit im Warmhaus zu porometrieren, weil dann die Luftwegigkeit geringer war. Auch bei der Kapuzinerkresse waren begreiflicherweise die Porometerzeiten oberseits stets länger als auf der Unterseite. Der beiderseitige Unterschied schien sich um die Mittagszeit etwas zu verwischen. Der grundsätzliche Unterschied gegenüber den Versuchen mit **Canna** lag aber darin, daß sich im Laufe des ganzen Tages, etwa zwischen 8 Uhr und 21 Uhr, nicht nur auf der Unterseite, sondern auch auf der Oberseite stets Porometerzeiten nachweisen ließen. Luftwegigkeit (d. h. kein vollkommener Spaltenschluß) ließ sich also hier früh und spät auf beiden Seiten nachweisen, und zwar zu allen Tageszeiten unten eine stärkere Durchlüftbarkeit als oben.

Ungeeignet für porometrische Vergleiche der oberseitigen und unterseitigen Luftwegigkeit fand ich u. a. die Blätter von **Dracaena** und **Cordyline.** Beide haben hypoamphistomatische Blätter, ich zählte unterseits 10 mal mehr Spaltöffnungen in der Flächeneinheit als oberseits. Gleichwohl fand ich auch unter möglichst günstigen Bedingungen, z. B. um die Mittagszeit bei einer Temperatur von etwa 20 Grad und einer rel. Feuchtigkeit von 60% auf der Oberseite keinen Ausschlag des Porometers, während sich auf der Unterseite eine Fallzeit von etwa 1—2 Min. ergab. Abgesehen von äußeren Faktoren (vielleicht Lichtmangel) dürfte für den Ausfall der Versuche wohl das Gefüge der Interzellularen dafür verantwortlich zu machen sein. U. a. fand ich auch die Blätter von **Alchemilla vulgaris** und **Geum macrophyllum** ungeeignet für das Porometer, offenbar aus gleichen Gründen.

Anhang.

Die folgenden Versuche sollen zeigen, daß es möglich ist, die Bedeutung der oberseitigen Stomata amphistomatischer Blätter für die Kohlensäureversorgung und damit für die Assimilation und die Stärkebildung bei Ausschluß der unteren Spaltöffnungen nachzuweisen. Eine Topfpflanze von **Impatiens parviflora,** die, wie oben (S. 6) gesagt hypoamphistomatisch ist, und bei der ich unten etwa 4 bis 5 mal so viele Stomata zählte, als oben, wurde verdunkelt, bis ihre Blätter nach einigen Tagen stärkefrei waren (Sachs'sche makr. Jodprobe), dann gelangte sie an einem Sommertag um neun Uhr ans Licht und zwar an einen schattigen Standort, nachdem vorher ein Blatt unterseits, ein anderes oberseits, ein drittes beiderseits mit Vaseline bestrichen worden war; ein Teil der Blätter blieb unbehandelt. Die Spalten, geprüft an den nicht vaselinierten Blättern, waren zuerst gegen Xylol negativ, um sich dann nach einiger Zeit mäßig weit zu öffnen. Abends wurden die Blätter in Alkohol gesetzt, hierbei entfärbten sich nur diejenigen schnell, welche gar nicht oder nur oben mit Vaseline bestrichen waren. Wurde dann die Jodprobe angestellt, so war das beiderseits vaselinierte Blatt fast stärkefrei. Wenig Stärke enthielt das, welches unten bestrichen war, reichlich Stärke die unbehandelten Blätter und dasjenige, welches oben mit Vaseline bestrichen war, — die unbehandelten aber deutlich mehr, als dieses. — Bei einem zweiten Versuche wurden Blätter derselben Pflanze untersucht, dieses Mal aber kleine, die oben am Stengel saßen. Eines wurde nach mehrtägiger Verdunkelung der Pflanze partiell durch einen Streifen schwarzes Papier verdunkelt, ein anderes beiderseits, ein drittes auf der einen Hälfte unten und auf der andern Hälfte oben mit Vaseline bestrichen. Dann gelangte die Pflanze morgens in den hellen Schatten, um nach zehn Stunden verarbeitet zu werden. Die Sachs'sche Jodprobe ergab, daß das partiell verdunkelt gewesene Blatt an den belichtet gewesenen Stellen sich intensiv blauschwarz färbte, an den vorher von schwarzem Papier bedeckten Stellen führte es gar keine Stärke. Das beiderseits vaselinierte Blatt führte nur sehr wenig Stärke, dasjenige bei dem die eine Hälfte unten, die andere oben mit Vaseline behandelt worden war, hatte in der ersteren sehr wenig Stärke, in der letzteren fast so viel, aber doch etwas weniger aufzuweisen, als ob es gar nicht mit Vaseline bestrichen gewesen wäre.

Diese Versuche zeigen, daß auch die oberseitigen Spalten für die Kohlensäurezufuhr, jedenfalls unter bestimmten Bedingungen, in Frage kommen, daß aber, wie ja bei Hypoamphistomatie zu erwarten war, der Löwenanteil der für die Assimilation verwendeten Kohlensäure durch die Unterseite in das Blatt passiert. Im übrigen sind die Ergebnisse solcher Versuche kritisch zu bewerten, weil durch die Vaselinierung auch der Wasserhaushalt der Blätter beeinflußt wird und weil, wie bekannt, von diesem das Verhältnis der löslichen Zuckerarten zur Stärke und somit auch die absolute Stärkemenge, die jeweils nachweisbar ist abhängt, und deren Menge wir nicht der Assimilationsintensität proportional setzen dürfen. Gleichwohl dürfte die Fortführung dieser Versuche unter veränderten Bedingungen und unter Verwendung auch anderer, zumal isoamphistomatischer Blätter dazu geeignet sein, unsere noch so geringen Kenntnisse vom Sinne der Amphistomatie zu vertiefen. —

Literaturverzeichnis.

Bachmann, F.: Studien über Dickenänderungen von Laubblättern. Jahrb. f. wiss. Bot., 1922, Bd. 61, S. 372.

de Bary, A.: Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane usw. Leipzig 1877.

Benecke, W.: Zur Biologie der Strand- und Dünenflora. I. Ber. d. D. Bot. Ges., 1930, 48, S. 127.

Burgerstein, A.: Die Transpiration der Pflanzen. Jena. I. 1904. II. 1920. III. 1925.

Darwin, F.: Observations on stomata by a new method. Proc. Cambridge Phil. Soc., 1897, Vol. 9. p. 303.

Darwin, F.: I, Observations on stomata. Bot. Ztb., 1898, Bd. 75, S. 114. (Royal soc. London, 16. VI. 98).

Darwin, F.: II, Observations on stomata. Phil. trans. r. soc. London, Ser. B, 1898, vol. 190, p. 531.

Darwin, F.: On a method of studying transpiration. Proc. royal soc. London, 1914, vol. 87, p. 269.

Darwin, F. and Pertz, D. F. M.: On a new method of estimating the aperture of stomata. Proc. royal soc. London, 1911, vol. 84, p. 136.

Dietrich, M.: Die Transpiration der Sonnen- und Schattenpflanzen in ihren Beziehungen zum Standort. Jahrb. f. wiss. Bot., 1925, Bd. 65, S. 98.

Eckerson, S. H.: The number and size of stomata. Bot. Gaz. 1903, vol. 46, p. 221.

Firbas, F.: Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1931, Bd. 74, S. 459.

Füßer, K: Die Transpiration und die Transpirationswiderstände verschiedener Pflanzentypen. Planta, 1933, Bd. 19, S. 485.

Hamorak, N. u. Lubinskyj, M.: Das Horizontalporometer. Planta, 1930, Bd. 9, S. 639.

Gray, J. and Peirce, G. J.: The influence of light upon the action of stomata etc. Am. Journ. Bot., 1919, vol. 6, p. 131.

Hoffmann, E.: Vorkommen, Verteilung und Funktion der Spaltöffnungen an den Blütenorganen. Beih. Bot. Ztb. 1930, I, Bd. 47, S. 139.

Heilig, H.: Untersuchungen über Klima, Boden und Pflanzenleben des Zentralkaiserstuhls. Zeitsch. f. Bot., 1931, Bd. 24, S. 225.

Iljin, W. S.: Das Oeffnen der Stomata bei starkem Welken der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1932, Bd. 77, S. 220.

Kamp, H., Untersuchungen über Kutikularbau usw. Jahrb. f. wiss. Bot., 1930, Bd. 72, S. 403.

Kareltschikoff, S.: Ueber die Verteilung der Spaltöffnungen auf den Blättern. Bull. soc. Imp. des nat. Moscou, 1866, t. 39, p. 260.

Kerl, H. W.: Beitrag zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegung. Planta, 1929, Bd. 9, S. 407

Kisser, J.: Tabulae biologicae, 1929, Bd. 5, S. 242 ff.

Koketsu, R.: Studies on the foliar transpiring power and its daily fluctuation as related to the development of leaves in Coleus Blumei. The Bot. Mag. 1926, vol. 40, p. 122.

Lachenmeier, J.: Transpiration und Wasserabsorption intakter Pflanzen usw. Jahrb. f. wiss. Bot., 1933, Bd. 76, S. 765.

Leick, E.: I. Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes auf die Oeffnungsweite unterseitiger und oberseitiger Stomata desselben Blattes. Jahrb. f. wiss. Bot., 1927, Bd. 67, S. 771.

Leick, E.: II. Ueber das verschiedenartige Verhalten der unterseitigen und oberseitigen Stomata desselben Blattes. Ber. d. D. Bot. Ges. 1927, Bd. 45, S. (28).

Leick, E.: III. Ein neues Universal-Doppel-Porometer. Ber. d. D. Bot. Ges. 1927, Bd. 1927, Bd. 45, S (43).

Linsbauer, K.: III. Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegungen. Flora, 1917, Bd. 9, N. F. S. 100.

Linsbauer, K.: Ueber die Physiologie der Spaltöffnungen. Die Naturwissenschaften 1918, Bd. 6. S. 85 u. 97.

Livingston, B. H. and Shreve Ed. B., Improvements in the method for determining the transpiration power of plant surfaces by hygrometric paper. The plant world, 1916, vol. 19, p. 287.

Loftfield, J. V. G., Behaviour of stomata. 1921, Carnegie inst. Washington, Publ. 314.

Mittmeyer, G.: Studien über die Abhängigkeit der Transpiration verschiedener Blattypen vom Licht und Sättigungsdeficit der Luft. Jahrb. f. wiss. Bot., 1931, Bd. 74, S. 364.

Molisch, H.: Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen usw. usw. Zeitschr. f. Bot., 1912, Bd. 4, S. 106.

Münscher, W. L, C.: A study of the relation of transpiration to the size and number of stomata. Amer. J. of Bot., 1915, vol. 2, p. 487.

Nius, E.: Untersuchungen über den Einfluß des Interzellularvolumens und der Oeffnungsweite der Stomata auf die Luftwegigkeit der Laubblätter. Jahrb. f. wiss. Bot., 1931, Bd. 74, S. 33.

Paetz, K. W.: Untersuchungen über die Zusammenhänge zwischen stomataler Oeffnungsweite und bekannten Intensitäten bestimmter Spektralbezirke. Planta, 1930, Bd. 10, S. 611.

Pisek, A. u. Cartellieri, E.: Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen.

I. Sonnenpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1932, Bd. 75, S. 196.

II. Schattenpflanzen. Ebenda, S. 643.

III. Alpine Zwergsträucher. Ebenda, 1933, Bd. 79, S. 131.

Ruhland, W.: Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen. Ein Beitr. z. Biologie d. Halophyten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1915, Bd. 55, S. 409.

Schorn, M.: Untersuchungen über die Verwendbarkeit der Alkoholfixierungs- und der Infiltrationsmethode zur Messung der Spaltöffnungen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1929, Bd. 71, S. 783.

Seybold, A.: Die pflanzl. Transpiration. I. Ergebnisse der Biologie. 1929.

Seybold, A.: Weitere Beiträge zur Transpirationsanalyse, III. Planta, 1931, Bd. 14, S. 386.

Slogteren, E. van: De gasbeweging door het blad etc. 1917. Diss. Groningen.

Stahl, E.: Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Ztg., 1894, Bd. 52, S. 117.

Stalfelt, M. G.: Ueber die Wirkungsweise der Infiltrationsmethode nach Molisch. Svensk. Bot. Tidskr. 1916, v. 10. p. 37.

Stalfelt, M. G.: Die Abhängigkeit der stomatären Diffusionskapizität von der Exposition der Objekte. Svensk. vetensk. Ak. Handling. 1926, vol. 2, Nr. 8.

Stalfelt, M. G.: Neuere Methoden zur Ermittlung des Oeffnungszustandes der stomata. Hdb. biol. Arb. meth., 1929, XI, 4, S. 167.

Stalfelt, M. G: Der Einfluß des Windes auf die kutikuläre und stomatäre Transpiration. Svensk. Bot. Tidskr., 1932, vol. 26, p. 45.

Stalfelt, M. G.: II. Der stomatäre Regulator in der pflanzlichen Transpiration. Planta, 1932, Bd. 17, S. 22.

Stein, E.: Ueber Schwankungen stomatärer Oeffnungsweite. Diss Jena, 1913. (Vgl. auch Ber. d. D. Bot. Ges., 1912, Bd. 30, S. 66.)

Stier, A.: Zur Kenntnis der Verteilung der Spaltöffnungen. Diss. Würzburg, 1904.

Stocker, O.: Transpiration und Wasserhaushalt in verschiedenen Klimazonen, II, (Ungar. Alkalisteppen). Jahrb. f. wiss. Bot., 1933, Bd. 78, S. 751.

Tschirch, A.: I. Ueber einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort. Linnaea, 1883, Bd. 43. Ref. in Bot. Ztg. 1882, Bd. 40, S. 326.

Tschirch, A.: II. Beiträge zu der Anatomie und dem Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter. Jahrb. f. wiss. Bot., 1882, Bd. 13, S. 544.

Tschirch, A.: Angewandte Pflanzenanatomie, I. Wien u. Leipzig 1889.

Vassiljev, J. M.: Ueber den Wasserhaushalt von Pflanzen der Sandwüste im s. ö. Kara-Kum. Planta, 1931, Bd. 14, S. 225.

Voß, G.: Ueber Unterschiede im anatomischen Bau der Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite der Laubblätter einiger Dikotylen. Beih. Bot. Ztb. 1917, Bd. 33, S. 71.

Vrede, H.: Ueber den Mechanismus und die Bedeutung des Einrollens der Blätter usw. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, 1929, Bd. 18, S. 399.

Warncke, F.: Neue Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungen. Jahrb. f. wiss. Botan., 1912, Bd. 50, S. 21.

Weber, F.: Zur Physiologie der Spaltöffnungsbewegung. Oest. Bot. Ztschr., 1923, Bd. 72, S. 43.

Weber, F.: Stomataöffnen welkender Blätter. Ber. d. deutsch. Botan. Ges., 1927, Bd. 45, S. 408.

Weiß, A.: Untersuchungen über die Zahlen- und Größenverhältnisse der Spaltöffnungen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1865/66, Bd. 4, S. 125.

Weiß, A.: Weitere Untersuchungen über die Zahlen- und Größenverhältnisse der Spaltöffnungen usw. Sitzb. Ak. Wiss. Wien, 1890, math. nat. Kl., Bd. 99.

Wetzel, K.: Die Wasseraufnahme der Pflanzen gemäßigter Klimate durch oberirdische Organe. Flora, 1924, Bd. 17, S. 221.

Lebenslauf.

Ich, Ernst Brüggemann, wurde als Sohn des Hotelbesitzers Wilhelm Brüggemann und seiner verstorbenen Ehefrau Josefine geb. Wagner, am 11. Juli 1900 zu Gelsenkirchen geboren. Nach Besuch der katholischen Volksschule zu Gelsenkirchen besuchte ich das Gymnasium zu Wattenscheid und später das Gymnasium zu Dorsten, wo ich im Jahre 1920 die Reifeprüfung bestand. Ich widmete mich der Apothekerlaufbahn und bestand im Jahre 1925 die pharmazeutische Prüfung. Nachdem ich zwei Jahre in diesem Beruf tätig war, besuchte ich seit dem Beginn des Wintersemesters 1927/28 die Westfälische Wilhelms-Universität zu Münster, um mich dem Studium der Botanik zu widmen.